

Thèse

Présentée devant l'Université de Savoie
pour l'obtention du **DIPLÔME DE DOCTORAT**
Arrêté du 30 mars 1992

Par

Benoit DODELIN

Écologie et biocénoses des coléoptères saproxyliques dans quatre forêts du nord des Alpes françaises

Soutenue le : 13 décembre 2006.

Jury :	Pr. Jean-François Dobremez	(directeur)
	Mr. Guy Lempérière	(co-directeur)
	Pr. Jacques Blondel	(rapporteur)
	Pr. Jean-Pierre Lumaret	(rapporteur)
	Pr. Jean André	(examineur)
	Mr. Christophe Bouget	(examineur)

Écologie et biocénoses des coléoptères saproxyliques dans quatre forêts du nord des Alpes françaises

Par Mr. Benoit DODELIN

Thèse présentée devant l'Université de Savoie pour l'obtention du diplôme de doctorat.

Recherches conduites au Laboratoire d'écologie alpine (LECA), Domaine universitaire, 73 376 Le Bourget-du-Lac.

Soutenance en date du : 13 décembre 2006.

Direction/co-direction : Pr. Jean-François Dobremez/Guy Lempérière

Jury :	Pr. Jean-François Dobremez	(directeur)
	Mr. Guy Lempérière	(co-directeur)
	Pr. Jacques Blondel	(rapporteur)
	Pr. Jean-Pierre Lumaret	(rapporteur)
	Pr. Jean André	(examineur)
	Mr. Christophe Bouget	(examineur)

Avant-propos

Ce travail a bénéficié du soutien financier du Conseil Général de l'Isère pour les travaux en forêt des Écouges, de l'Office National des Forêts et enfin d'un financement par l'Union Européenne, la Région Provence-Alpes-Côte-d'Azur et le Département des Alpes-de-Haute-Provence, dans le cadre d'un programme Objectif 2 de l'UE en forêt de Méolans.

Remerciements

Il m'est agréable de remercier les nombreuses personnes qui ont contribué à l'avancée de mes recherches sur les coléoptères saproxyliques et le bois mort et en premier lieu Jean-François Dobremez pour son accueil au LECA et les facilités qu'il a pu mettre en place dans le cadre de cette thèse ; Jean André (LECA) pour ses conseils constructifs ; Lise Wlérick (ONF) qui a initié les études bois mort dans les Alpes du nord françaises.

De nombreux spécialistes ont contribué à ce travail **en France** : Rolland Allemand (Univ. de Lyon), Christophe Bouget (CEMAGREF, Nogent), Hervé Brustel (ESA, Toulouse), Henry Callot (Univ. de Strasbourg), Cyrille van Meer (ONF), Éric de Laclot (ONF), Guy Lempérière (LECA), Lucien Leseigneur (Rosalia, Grenoble), Sandra Luque (CEMAGREF, Saint Martin d'Hères) Pierre-Arthur Moreau (Univ. de Lille), Thierry Noblecourt (ONF), Jean Thioulouse (Univ. Lyon 1), Daniel Vallauri (WWF France)...

À l'étranger : Sylvie Barbalat (Centre Suisse de Cartographie de la Faune, Suisse), Daniel Borcard (Université de Montréal, Canada), Morten Christensen & Jacob Heilmann-Clausen (Danish Centre for Forest and Landscape Research, Danemark), Bengt Ehnström (Suède), Valerian Franc (Matej Bel Univ., Slovaquie), Jonathan Humphrey (Ministère chargé de la forêt, Angleterre), Mats Jonsell, Mattias Jonsson & Anders Lindhe (SLU, Suède), Heike Kappes (Univ. de Cologne, Allemagne), Petri Martikainen (Joensuu Univ., Finlande), Dmitri Schigel (Botanical Museum Helsinki, Finlande), Juha Siitonen (METLA, Finlande), Anna-Lisa Sippola (Univ. of Lapland, Finlande), Jogeir Stokland (Norwegian Institute of Land Inventory, Norvège), Anne Sverdrup-Thygeson (Norwegian Institute for Nature Research, Norvège)...

Un très grand merci enfin à ma petite famille
qui m'a accompagné tout au long de ce projet.

Table des matières

AVANT-PROPOS	3
REMERCIEMENTS	4
TABLE DES MATIÈRES.....	5
INTRODUCTION	7
1. DÉFINITIONS.....	8
2. PLACE DU BOIS MORT ET DES ORGANISMES SAPROXYLIQUES DANS LE CYCLE DE LA FORÊT.....	9
2.1. <i>La forêt et sa compartimentation autotrophe et hétérotrophe</i>	9
2.2. <i>Le stock de bois mort dans le compartiment hétérotrophe</i>	11
2.3. <i>Continuum et dynamique de la désorganisation du bois</i>	13
2.4. <i>Relations entre les organismes saproxyliques et le stock de bois mort</i>	17
3. PROBLÉMATIQUE : BIODIVERSITÉ ET COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES.....	23
4. HYPOTHÈSES DE TRAVAIL.....	27
4.1. <i>Hypothèse 1 : Les coléoptères saproxyliques s'organisent en communautés</i>	27
4.2. <i>Hypothèse 2 : Les caractères quantitatifs et qualitatifs du stock de bois mort influencent la diversité et la structure des communautés de coléoptères saproxyliques</i>	29
SITES D'ÉTUDE, MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	31
1. PRINCIPE MÉTHODOLOGIQUE.....	32
2. SITES D'ÉTUDE.....	32
2.1. <i>Matrice écologique</i>	32
2.2. <i>Types forestiers</i>	33
2.3. <i>Localisation des sites d'étude</i>	34
2.4. <i>Localisation des pièges et des stations</i>	35
3. ÉTUDE DU BOIS MORT.....	36
3.1. <i>Objectifs méthodologiques</i>	36
3.2. <i>Méthode d'inventaire du bois mort</i>	37
3.3. <i>Typologies utilisées pour caractériser les bois morts</i>	40
3.4. <i>Considérations pratiques pour les relevés typologiques</i>	43
3.5. <i>Continuité temporelle du bois mort : profil de bois mort</i>	46
4. ÉTUDE DES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES.....	49
4.1. <i>Objectifs méthodologiques</i>	49
4.2. <i>Technique d'échantillonnage</i>	49
4.3. <i>Tri, identification et nomenclature</i>	52
4.4. <i>Renseignement des biologies et écologies des espèces</i>	53
4.5. <i>Renseignement du statut de rareté des espèces</i>	55
4.6. <i>Indices écologiques</i>	56
5. VARIABLES.....	56
6. MÉTHODES STATISTIQUES.....	58
6.1. <i>Stratégie analytique</i>	58
6.2. <i>Analyses statistiques</i>	59
7. EFFET ANNÉE ET SECTEUR GÉOGRAPHIQUE	63

COMMUNAUTÉS DE COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES.....	67
1. OBJECTIFS.....	68
2. APPROCHE UTILISÉE	68
3. RÉSULTATS.....	69
3.1. Données faunistiques.....	69
3.2. Groupes d'espèces à l'échelle des quatre forêts.....	69
3.3. Groupes d'espèces à l'échelle de chaque forêt.....	72
LES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES DANS LEUR MATRICE	
ENVIRONNEMENTALE	85
1. OBJECTIFS.....	86
2. APPROCHES UTILISÉES	86
3. RÉSULTATS.....	87
3.1. Effets liés à l'usage de l'attractif.....	87
3.2. Continuité temporelle du bois mort.....	88
3.3. Analyse à l'échelle des forêts	89
3.4. Analyse à l'échelle du stock de bois mort.....	95
DISCUSSION.....	107
1. ASSOCIATIONS D'ESPÈCES	108
2. QUANTITÉS ET QUALITÉS DU BOIS MORT ET COMMUNAUTÉS DE COLÉOPTÈRES	
SAPROXYLIQUES.....	108
3. CONTINUITÉ TEMPORELLE DU BOIS MORT.....	111
4. AMÉLIORATIONS MÉTHODOLOGIQUES.....	112
4.1. Pression de piégeage.....	112
4.2. Inventaire du bois mort.....	113
4.3. Vers un « indice de bois mort »	116
CONCLUSION.....	117
BIBLIOGRAPHIE.....	121
ANNEXES	142
1. CARTES DES STATIONS INSTALLÉES À LA CHARMETTE	143
2. CARTES DES STATIONS INSTALLÉES AUX ÉCOUGES	144
3. CARTES DES STATIONS INSTALLÉES À RHONNE.....	145
4. CARTES DES STATIONS INSTALLÉES À MÉOLANS	146
5. VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DE CONTEXTE	147
6. VARIABLES FAUNISTIQUES	148
7. LISTE DES TAXONS	150
TABLE DES FIGURES ET TABLEAUX.....	154
1. FIGURES	154
2. TABLEAUX	156
RÉSUMÉ.....	158
ABSTRACT	159

Introduction

Le bois mort et les organismes saproxyliques dans l'écosystème forestier



Bois morts de hêtre de grands diamètres (plus de 80 cm à la base pour la chandelle et le bois couché en second plan) et jeunes hêtres en forêt de La Luine (Drôme), non exploitée depuis plus de 150 ans. La photographie illustre le bouclage du cycle forestier par le lien de continuité entre une phase hétérotrophe déclinante et une phase autotrophe croissante. © Dodelin B. 2006.

1. DÉFINITIONS

Dès 1913, Silverstri (cité par Dajoz 1966), qualifie de « *milieu saproxylique* » le bois fortement décomposé. La définition du terme saproxylique sera ensuite étendue à l'ensemble du continuum de décomposition du bois et à ses organismes associés. La définition la plus largement citée actuellement, désigne comme saproxyliques les invertébrés qui « *dépendent, pendant une partie de leur cycle de vie, du bois mort ou mourant d'arbres moribonds ou morts - debout ou à terre - ou de champignons du bois, ou de la présence d'autres organismes saproxyliques* » (Speight 1989). L'extension du sens premier ne semble pas pouvoir aller au-delà de la définition de Speight. Par exemple, le concept intéressant de « *complexe saproxylique* » qui « *comprend toute forme vivante, dont une partie du cycle au moins dépend du bois mort ou mourant* » (Schnitzler-Lenoble 2002), désigne l'ensemble de la forêt (nous reviendrons plus en détail sur les propriétés saprophages de certaines mycorhizes et sur les transferts de matière et d'énergie depuis le bois mort vers les arbres vivants).

Pour définir le terme saproxylique, nous rallions à quelques modifications près, le point de vue de Alexander (com. pers. 2006), pour qui les organismes saproxyliques sont « *des espèces se développant au cours du continuum de désorganisation du bois ou à partir des produits de cette désorganisation. Elles sont associées aussi bien aux arbres vivants (parties vivantes ou parties mortes) qu'au bois mort.* » Cette définition présente l'avantage de résoudre le problème posé par le « *bois mort ou mourant d'arbres moribonds ou morts* » de la définition de Speight (1989). Les arbres vivants, sans être moribonds, portent en effet souvent des parties mortes (p.ex. des branches basses) ou accueillent des communautés d'espèces liées à la matière ligneuse vivante. Alexander proposait initialement le terme *décomposition*. Ce mot apparaît comme trop restrictif car il implique que les organismes saproxyliques soient définis en fonction de la présence de champignons saprophages, ce qui limite singulièrement la taille du groupe qui en retour, perd de sa cohérence. Nous lui préférons donc le mot *désorganisation* plus indépendant de la nature des désorganismes. Le terme essentiel de *bois* doit s'entendre comme *matériel ligneux* à condition d'exclure les parties ligneuses des fructifications et des feuilles dont les organismes et les chaînes trophiques associés se différencient nettement du domaine saproxylique (respectivement carpophages et phytophages).

Les organismes saproxyliques sont donc par définition inscrits dans le continuum de la désorganisation du bois et par extension, dans le cycle de la forêt. Avant de détailler leur place dans ce cycle, il est nécessaire de rappeler ce qu'est le cycle forestier. Nous prendrons un angle de vue relativement innovant conceptuellement, angle qui éclairera d'autant plus la position fondamentale des organismes saproxyliques.

2. PLACE DU BOIS MORT ET DES ORGANISMES SAPROXYLIQUES DANS LE CYCLE DE LA FORÊT

2.1. *La forêt et sa compartimentation autotrophe et hétérotrophe*

La forêt fut d'abord vue de manière relativement statique par la botanique puis la phytosociologie. La succession, avérée, des groupes végétaux lors de la sylvigénèse a fondé le concept ambigu de climax, état théorique ultime et « stable » d'un système qui, paradoxalement, ne l'est pas (Rameau 1988; Emborg *et al.* 2000). Le paradigme de la mosaïque de taches dynamiques hiérarchisées (hierarchical patches dynamics) (Wu & Loucks 1995) constitue actuellement une interprétation de la sylvigénèse beaucoup plus satisfaisante, bien que la forêt ne puisse être résumée à une mosaïque de taches, une succession d'arbres (Finegan 1984), au simple domaine épigé (visible) ou encore à un fonctionnement thermodynamique (Galoux 1963; Prigogine 1972).

L'écosystème forestier est une organisation biologique intégrée capable de se perpétuer dans l'espace et le temps. Des fonctions anabolique (organisation au sens propre du mot) et catabolique (désorganisation au sens propre) définissent la physiologie de cet ensemble. En correspondance avec cette physiologie, les organismes forestiers peuvent être groupés en deux systèmes biologiques que nous définissons d'après Odum (1976; 1989) et André J. (1997a) comme les *compartiments autotrophe* (CA) et *hétérotrophe* (CH). Ces compartiments peuvent aussi s'entendre comme des phases de processus dynamiques.

Le CA intègre la somme des éléments (organismes, processus et matériaux) liés à l'organisation de la matière. L'énergie motrice de cette organisation est l'énergie solaire. Les acteurs sont les organismes photosynthétiques, principalement les arbres, auxquels

s'ajoutent les fixateurs du N_2 atmosphérique, présents à certains moments du cycle seulement (Rice & Pancholy 1972).

Le CH est constitué de l'ensemble des longues chaînes trophiques menant à la minéralisation de la matière organisée par le CA. Cette désorganisation s'alimente à partir de l'énergie organique contenue dans les liaisons C-C. Les acteurs du CH sont les organismes décomposeurs capables de respiration (champignons, bactéries, animaux).

Ces deux définitions impliquent un fort lien de réciprocité entre CA et CH, chaque compartiment ayant besoin des matériaux de l'autre. Il se crée ainsi des transferts et des flux inscrits dans une dynamique temporelle. Les organismes capables de régulation sur ces flux sont ceux qui se trouvent associés aux deux compartiments en même temps. Ils seront appelés *organismes intermédiaires*. C'est par exemple le cas des champignons en même temps mycorhiziens et saprotrophes (Froidevaux *et al.* 1978; Kropp 1982; Vogt *et al.* 1991). C'est également le cas des vers de terre qui dynamisent considérablement l'activité des humus (notamment en libérant le N) par leur action sur les bactéries au sein de leur drilosphère (Lavelle *et al.* 1998).

L'organisation spatiale du CA, du CH et des organismes intermédiaires, rend compte d'un écosystème à croissance centrifuge accumulant de la matière en son sein et échangeant avec l'extérieur depuis le CA vers l'atmosphère et depuis les organismes intermédiaires vers le sol (Figure 1). L'accroissement du CA produit principalement deux matériaux s'inscrivant sur le court terme (feuillages, rameaux fins) ou sur le long terme (troncs, grosses branches). De même, l'activité du CH va concerner la litière (court terme), le stock de bois mort (moyen terme) et l'humus (long terme).

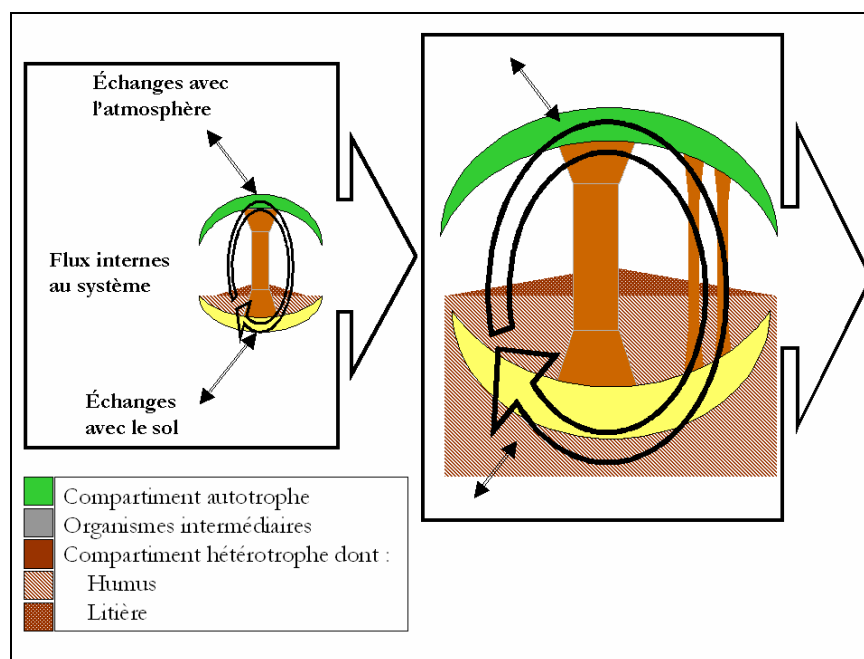


Figure 1. Conception schématique de l'écosystème forestier en termes de flux entre les compartiments autotrophes et hétérotrophes et les organismes intermédiaires. Le terme litière rassemble tout les matériaux non humiques (litière de feuilles, bois mort, débris organiques, cadavres, etc.). Les flèches encadrant les dessins donnent l'évolution temporelle du système. À chaque mort d'une partie du compartiment autotrophe, la surface concernée reconstruit un CA et un CH sur la base du CH hérité (stade de gauche). Notons la tendance du système à s'émanciper des compartiments atmosphérique et édaphique par un recyclage interne de plus en plus important.

2.2. *Le stock de bois mort dans le compartiment hétérotrophe*

Litière et humus concernant la biologie du sol et la pédologie, nous centrerons notre propos sur le *stock de bois mort* que nous définissons comme l'ensemble des matériaux ligneux présents dans un système forestier considéré et inclus dans le processus de désorganisation (c'est à dire relevant du CH). Ceci concerne les différentes étapes de la désorganisation, les diverses tailles et types de fragments et par extension, le bois mort présent sur et dans les arbres vivants.

L'imbrication temporelle du CA, du CH et des organismes intermédiaires définit le cycle forestier autour d'une alternance des dominances du CA et du CH, accompagnée de phases de croissance végétales (Koop & Hilgen 1987; Hofgaard 1993) et d'évolutions cycliques des humus (Bernier & Ponge 1994; Emmer 1994; Ponge *et al.* 1998; Karroum *et al.* 2004). Le moteur de l'alternance, élément fondamental, est proposé et discuté par ailleurs (Dodelin & André J. manuscrit soumis).

Au cours du cycle forestier et de l'histoire de la forêt, l'importance quantitative et fonctionnelle du CH va connaître de profondes modifications. Le stock de bois mort évolue quantitativement et qualitativement sous l'influence croisée de la dynamique de croissance des arbres, de leur mortalité et de la dynamique de la désorganisation du bois. Schématiquement, le premier stade forestier (phase de croissance), hérite du stock de bois mort du stade précédent (phase de dégradation). Durant la période d'exclusion des petites tiges, le stock de bois mort s'enrichit d'arbres de petits diamètres (Sturtevant *et al.* 1997). Puis, avec la croissance des arbres, des diamètres de plus en plus grands vont être recrutés (Spies *et al.* 1988; Kirby *et al.* 1991; McCarthy & Bailey 1994; Green & Peterken 1997; Grove 2001; Pedlar *et al.* 2002). Le bois mort s'accumule ainsi au cours des derniers stades forestiers (phases d'accumulation et de dégradation) (Harmon *et al.* 1986; Lee *et al.* 1997; Shorohova & Shorohov 2001; Siitonen 2001; Vasiliauskas *et al.* 2004) qui sont significativement plus riches en bois morts de grands diamètres (Bretz Guby & Dobbertin 1996; Green & Peterken 1997; Grove 2001; Bobiec 2002) (Figure 2).

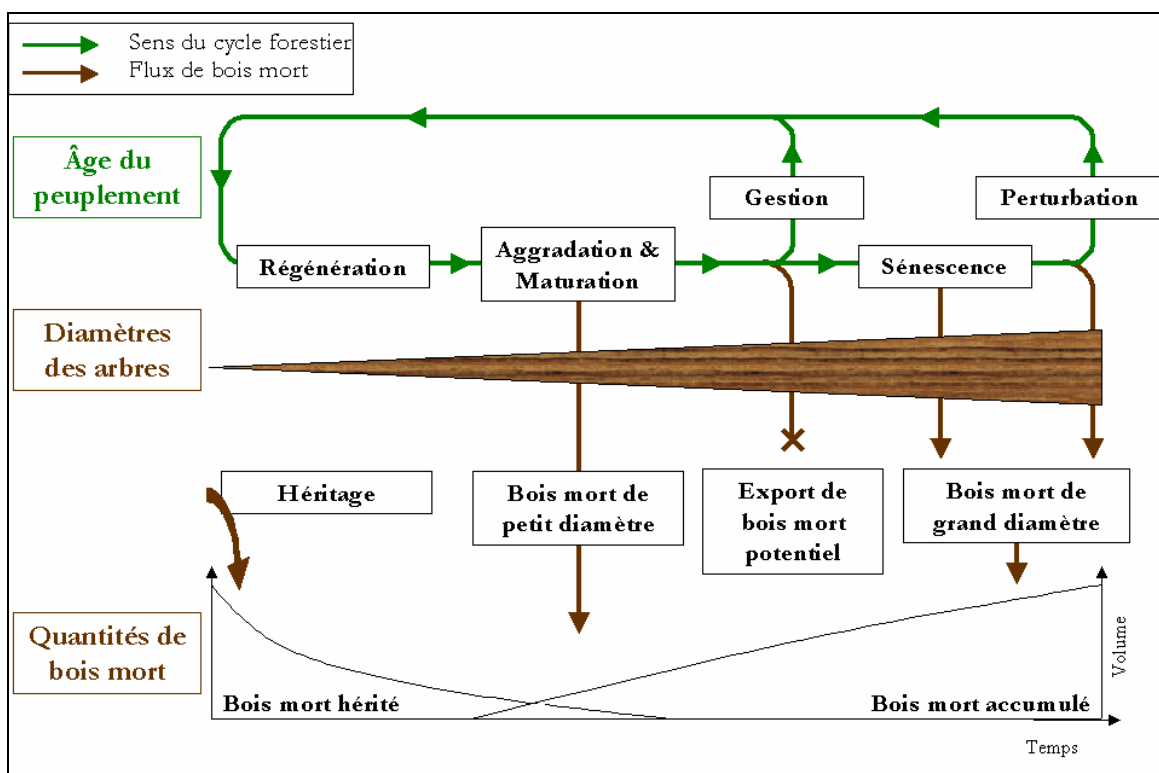


Figure 2. Alimentation de son stock de bois mort par une forêt tempérée selon les phases du cycle sylvigénétique et le diamètre (D_{130}) des arbres vivants. Noter le court-circuit de la gestion forestière.

2.3. *Continuum et dynamique de la désorganisation du bois*

Depuis la mort de l'arbre jusqu'à sa complète désorganisation, se déroule un continuum, que l'on nommera *continuum de la saproxylation* ou *continuum de la désorganisation* (Figure 3 et Figure 4). Les flux de matière allant du CA vers le CH débutent normalement à la mort de l'arbre mais également précocement par une désorganisation interne de l'arbre vivant via les cavités et les caries de cœur. Il faut également distinguer deux voies de désorganisation. L'une, classiquement décrite, concerne le bois tandis que l'autre concerne l'écorce. Cette dernière va en effet faire rapidement entrer l'écorce dans le processus de dégradation, parfois avant que le tronc n'ait été investi par les champignons. Le liber se transforme en ce qui pourrait être désigné comme un *humus cortical*, souvent voué à disparaître en se détachant du tronc mais où s'observent vers de terre et semis.

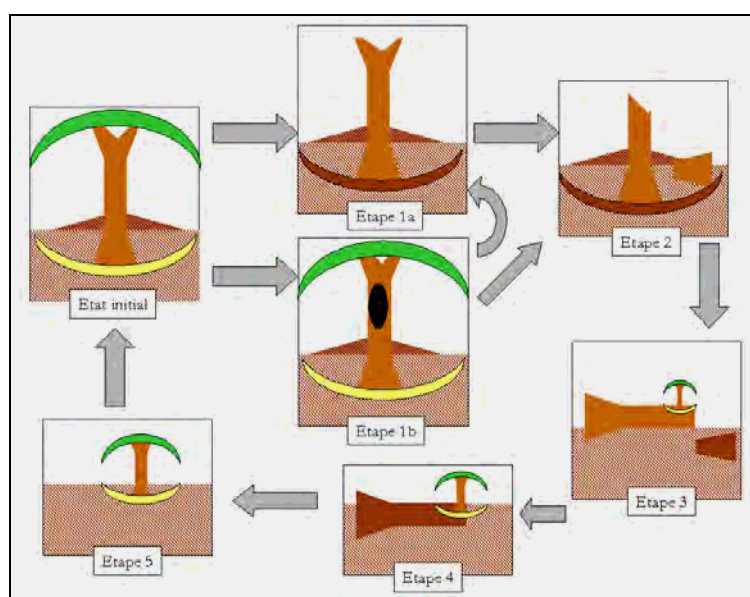


Figure 3. Principales étapes du continuum de la saproxylation (voir aussi la Figure 1). L'état initial débute avec l'arbre vivant qui a stocké de la matière ligneuse. Ce stock va entrer dans le compartiment hétérotrophe soit à la mort de l'arbre (étape 1a), soit précocement par une désorganisation interne de l'arbre vivant (cavités, caries de cœur de l'étape 1b). L'étape 2 voit la plupart des éléments fins (branches, racines fines) s'humifier. Dans l'étape 3, le tronc ne peut soutenir son poids et tombe au sol où sa désorganisation s'accélère (étape 4) et se termine durant l'étape 5. Le compartiment autotrophe se reconstruit dès l'étape 3.

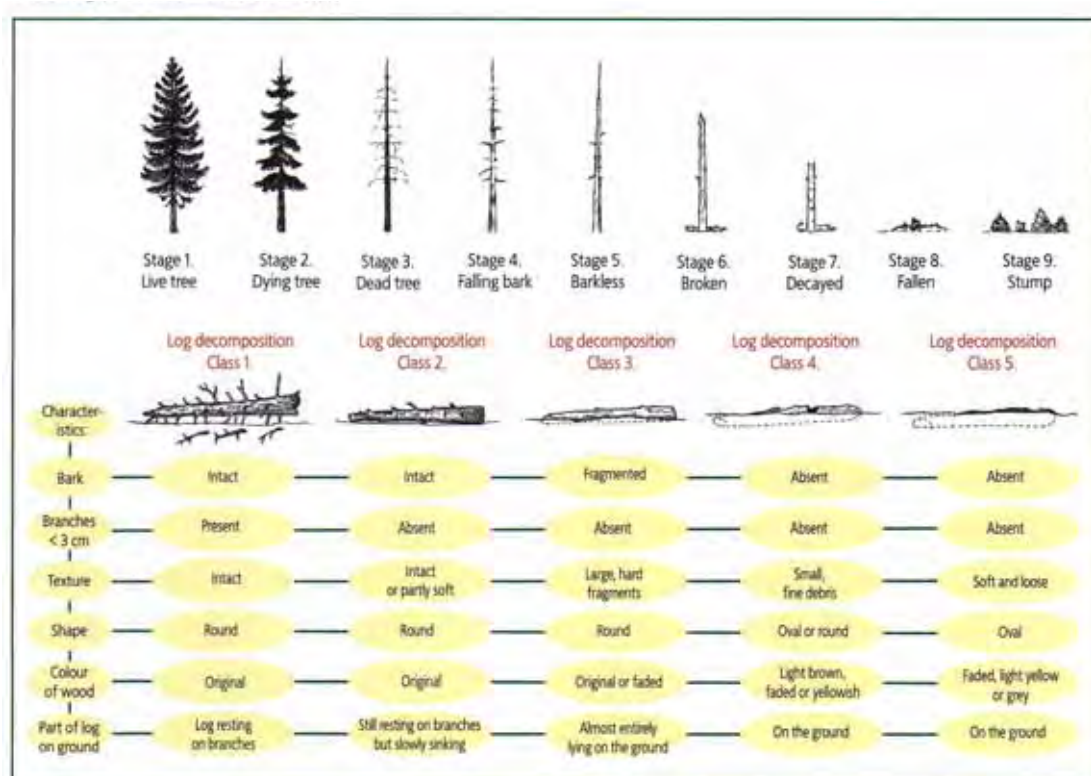


Figure 4. Le continuum de la saproxylation d'après Maser et Trappe (1984), modifié par Bobiec *et al.* (2005) (voir aussi la Figure 3).

La dynamique temporelle du continuum de la saproxylation se place sous la dépendance des organismes saproxyliques, qu'il s'agisse des champignons ou des insectes pour ne citer que les deux groupes les plus impliqués (Dajoz 1980, 1998; Boddy 2001). La vitesse de la désorganisation va être conditionnée par la climatologie de la forêt (Spies *et al.* 1988; Renvall 1995) et du morceau de bois (Lindblad 2001), la composition chimique du bois (Venäläinen *et al.* 2003) et ses propriétés physiques (diamètre, épaisseur de l'écorce...) (Harmon *et al.* 1986; Hale & Pastor 1998; Montes & Cañellas 2005; Edman *et al.* 2006). Les effets de ces facteurs s'exercent sur les organismes saproxyliques et donc indirectement sur la désorganisation. Les processus très lents découlent de la combinaison de facteurs défavorables à la désorganisation : bois chimiquement et physiquement complexe (richesse en tannins, croissance lente) et situations micro-climatiques défavorables telles que des températures basses et des déficits hydriques par exemple (Tableau 1). À l'inverse, les processus rapides se rencontrent lorsque le bois a poussé rapidement, et pauvre en tannins et de faible diamètre ou encore situé en contexte de forte humidité et température (bois gisant au sol par exemple). La gamme des temps de décomposition va ainsi de quelques mois à des

dizaines voire des centaines d'années pour les grandes pièces de bois mort (MacMillan 1981, 1988; Maser *et al.* 1988). Par exemple, les bois morts de diamètre > 20 cm suivent le processus de décomposition le plus long et ont une vitesse de dégradation constante dans le temps (Marra & Edmonds 1994; Frangi *et al.* 1997; Stevens 1997; Stone *et al.* 1998). Stone *et al.* (1998) ont montré que la vitesse de décomposition diminuait depuis les diamètres < 20 cm jusqu'aux diamètres > 80 cm ce qui semble être une tendance générale. Pourtant, Næset (1999) a observé que les diamètres compris entre 7 et 10 cm se décomposaient plus lentement que ceux > 25 cm. Cette contradiction tient au fait que cette étude se base sur des pièces de grands diamètres ébranchées au contact du sol tandis que les petites pièces sont pourvues de branches qui les maintiennent surélevées. Le contact avec le sol entraîne une plus forte humidité du bois et donc une meilleure activité biologique et tout particulièrement fongique (Lindblad 1998). Finalement, la relation entre diamètre et dégradation gagnerait à être clarifiée (Harmon *et al.* 1986).

Tableau 1. Combinaisons possibles de facteurs conduisant aux deux extrêmes de la dynamique de la désorganisation.

Dynamique de la désorganisation	Lente - très lente	Rapide - très rapide
Facteurs forestiers		
Température moyenne annuelle	Basse	Élevée à très élevée
Humidité	Déficits hydriques	Humidité et précipitations élevées
Facteurs liés au bois		
Composition chimique du bois	Molécules complexes (tannins...)	Richesse en sucres et celluloses
Température	Basse	Élevée
Humidité	Déficit ou saturation	Élevée et constante
Diamètre du tronc	Très grand	Fin
Vitesse de croissance	Très lente	Très rapide
Exemples	<ul style="list-style-type: none"> - Kelo : bois morts situés en limite forestière pouvant persister sur plus d'un millénaire (Sippola, com. pers., 2004) - Bois immergés 	<ul style="list-style-type: none"> - Branches fines tombés au sol - Petits troncs de feuillus en contact avec le sol

La différence de vitesse de désorganisation entre grands et petits diamètres s'explique en partie par les processus biologiques qui se déroulent dans le bois. Dès que commence la dégradation du bois, les éléments chimiques les plus simples sont immédiatement attaqués. La matière restante s'enrichit ensuite progressivement en éléments chimiques de plus en plus complexes et devient de plus en plus difficile à

attaquer. Ceci implique d'une part, la spécialisation enzymatique supérieure des organismes saproxyliques des derniers stades du continuum de désorganisation et d'autre part, la succession des espèces d'un bout à l'autre de ce continuum.

De nombreuses équipes de recherche se sont intéressées aux vitesses de réduction du volume du bois mort dans le cadre d'études sur la dynamique du stockage du carbone par la forêt, du cycle forestier et de l'évolution des habitats liés au bois mort (Lambert *et al.* 1980; Harmon *et al.* 1986; Alban & Pastor 1993; Tyrrell & Crow 1994; Mackensen & Bauhus 1999; Naesset 1999; Harmon *et al.* 2000; Siitonen 2001; Vanderwel *et al.* 2006). Dans le temps, la réduction du volume du stock de bois mort suit une relation exponentielle négative. Le volume peut donc être exprimé sous la forme :

$$V_t = V_0 \cdot e^{(-kt)}$$

Où V_t est le volume au temps t , V_0 le volume initial, k le coefficient de décomposition (mesuré).

Selon cette formule, la constante k va déterminer la rapidité de la décomposition du bois. De nombreuses études permettent d'établir ses valeurs extrêmes à 0,01 et 0,10 avec plus fréquemment des valeurs comprises entre 0,03 et 0,05. Lorsque k vaut 0,05, 90% de perte en masse intervient entre 45 et 75 ans (Harmon *et al.* 1986; Jonsson B.G. 2000; Jonsson B.G. *et al.* 2005). La valeur de k ainsi que le taux d'entrée de bois mort dans le stock (recrutement du bois mort frais) détermine l'équilibre du volume du stock de bois mort. Par exemple, la conjonction d'un fort taux de recrutement et d'un k faible entraînera une accumulation de bois mort. Ces deux taux varient au cours du temps, notamment en fonction des caractéristiques des bois vivants (cf. ci-dessus), ce qui influence le volume de bois mort total (Figure 5).

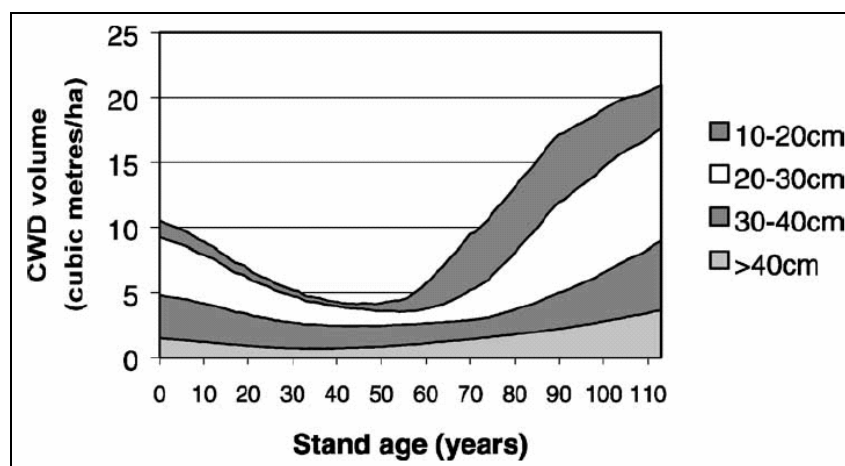


Figure 5. Simulation (1 000 réplicats) de la quantité de bois mort en forêt selon les classes de diamètres (m^3/ha des tiges de diamètre > 10 cm) (Ranius *et al.* 2003).

2.4. *Relations entre les organismes saproxyliques et le stock de bois mort*

Les organismes saproxyliques forment un groupe abondant et très diversifié (André H.M. *et al.* 2002), corrélativement à la complexité des molécules qu'ils exploitent. Leur bagage enzymatique, nécessairement adapté à cette complexité, rend en effet possible le resserrement des niches trophiques qui permet l'évolution synchronique des formes biologiques (Swift *et al.* 1979; Vannier 1985). Il en découle la longueur et la complexité sans équivalence dans le compartiment autotrophe, des chaînes trophiques menant à la minéralisation de la matière organisée. Chaque organisme saproxylique va ainsi se développer en utilisant un type de matériel ligneux selon ses préférences biologiques et écologiques (voir la Figure 6 et la Figure 7). Classer les organismes saproxyliques selon leur régime trophique et leur habitat est une étape indispensable à leur étude.

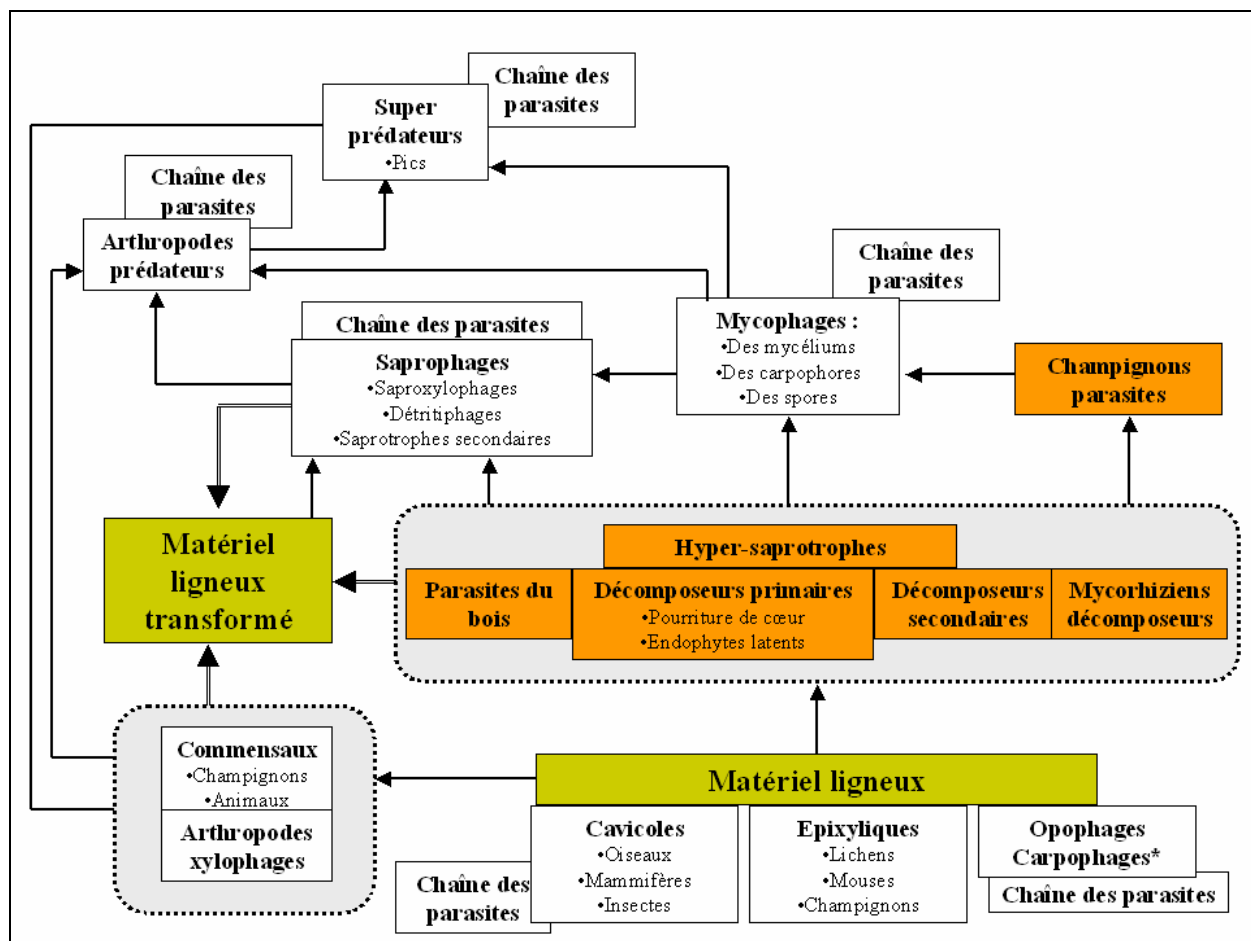


Figure 6. Organisation générale des organismes saproxyliques autour du bois mort. La *chaîne des parasites* regroupe parasites, parasitoïdes et hyper-parasitoïdes. *Le terme *carpophages* concerne des régimes alimentaires d'animaux adultes à larves saproxyliques. Sont indiqués en vert les matériaux, en orange les champignons, entourés en pointillés les groupes pionniers sur le bois mort récemment, les traits doubles indiquent la production d'un matériau nouveau. D'après Stokland (com. pers. 2006).

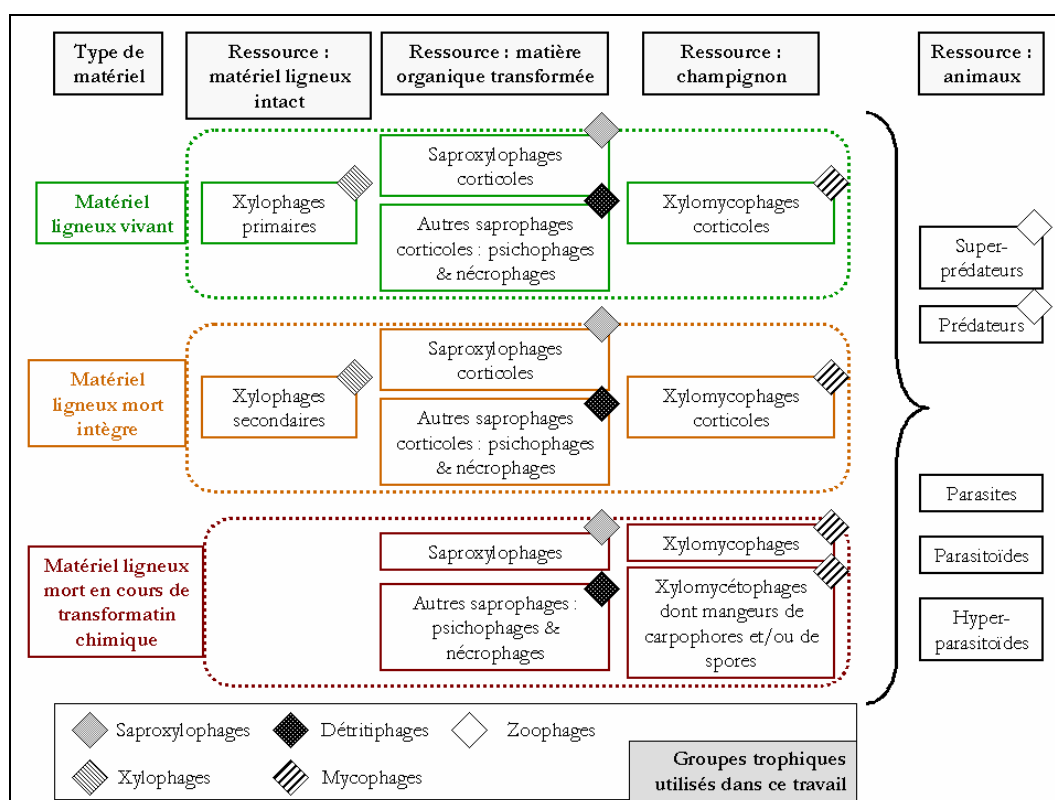


Figure 7. Organisation générale des coléoptères saproxyliques dans le bois mort. Le terme *ressource* concerne les larves. Les groupes trophiques utilisés dans ce travail sont indiqués par un losange.

Une première classification des organismes saproxyliques fait intervenir le régime trophique larvaire (groupe trophique). Une mise au point récente existe pour les coléoptères saproxyliques (Bouget *et al.* 2005). Elle fait suite à plusieurs autres réflexions à ce propos (de Luca & Roy 1983; Brustel & Dodelin 2005). Sur la base de ces travaux, nous proposons une synthèse assortie de quelques ajustements (Tableau 2).

Une seconde classification des organismes saproxyliques fait intervenir leurs distributions au niveau des habitats du bois (groupes écologiques). Ces éléments étant extrêmement nombreux et diversifiés (

Encart 1), un regroupement simplificateur peut être effectué. Dans la classification réduite, les principaux habitats sont : l'écorce, le bois intègre (vivant ou mort), le bois en décomposition, les cavités, les sporophores et les écoulements de sève. Chacun des habitats abrite des communautés particulières désignées selon la terminologie présentée dans le Tableau 3.

Tableau 2. Termes se rapportant au régime trophique des larves de coléoptères saproxyliques, d'après Bouget *et al.* (2005). Les définitions des groupes ou ressources trophiques signalées (*) diffèrent de cet article. Chaque modification est justifiée et commentée dans la colonne remarques. Note : les saproxylophages renferment assurément de nombreuses espèces trop peu connues pour déterminer si leur alimentation se base sur du bois pourri (saproxylophages vrais) ou des mycéliums lignicoles (xylomycophages avalant conjointement le bois pourri et les champignons).

Groupe trophique	Groupe trophique (détail)	Ressource trophique	Commentaires
Xylophages (primaires ou secondaires)		Matière ligneuse*	Primaire qualifie un groupe trophique sur matière ligneuse vivante Secondaire qualifie un groupe trophique sur matière ligneuse morte intègre
	Cambiophages	Zone cambiale (phloème inclus)	
	Corticiphages	Écorce	
	Xylèmophages	Xylème	
		Champignons	
Mycophages	Psichophages	Déchets organiques fins dont fèces et sciures*	Extension de la définition initiale : Débris organiques fins dont fèces.
	Nécrophages	Cadavres	
Zoophage	Prédateurs*	Animaux*	Terme absent
	Super-prédateurs*	Organismes prédateurs*	Terme absent
	Xylomycophages	Myxomycètes saproxyliques*	Extension de la définition initiale : myxomycètes corticoles. Les plasmodes et sporocystes qui se trouvent dans le bois ou les cavités du bois peuvent aussi être consommés.
	Parasites*	Proies (non tuées)	Terme non défini
	Parasitoïdes*	Proies (tuées)	Terme non défini
Autres	Opophage	Suintements de sève	
	Carpophages	Fruits	Terme concernant des animaux adultes à larves saproxyliques

Encart 1. Liste non exhaustive des habitats du bois mort les plus fréquents.

Cavité sèche, cavité à terreau, écorce adhérente ou déhiscente, galeries d'insectes, bois sain ou en décomposition, carpophore, exsudation de sève, dendrotelme, chandelle, petit arbre mort debout, branches mortes au sol, branches mortes attachées à l'arbre, tronc mort suspendu, tronc mort reposant au sol, racines mortes, nid de fourmis camponotes, bois brûlé, gros bois mort, bois écorcé exposé au soleil, caries rouge ou blanches, chandelle...

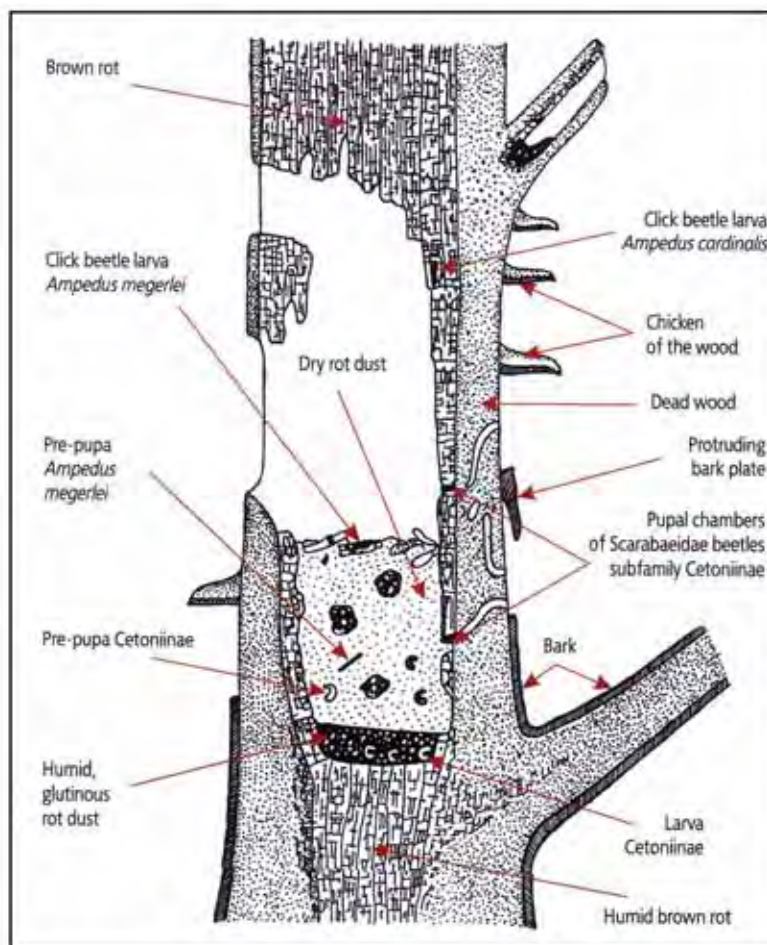


Figure 8. Exemple de habitats liés à une cavité de feuillu d'après Iablokoff (1943) modifié par Bobiec *et al.* (2005).

Tableau 3. Groupes écologiques de coléoptères saproxyliques, définis pour des habitats liés au bois (Bouget *et al.* 2005).

Micro habitat	Groupe écologique	Exemples de groupe trophique
Écorce	Corticole	Prédateurs
Bois vivant	Xylophile, lignicole	Xylophages, prédateurs, détritiphage
Bois mort intègre		
Bois mort pourri, carié	Saproxylophile, Saprolognicole	Saproxylophages, xylomycophages, prédateurs, psychophages, détritiphage
Cavités	Cavicole	Consommateurs de terreau, mycophage, prédateurs, psychophages, nécrophages
Associés aux nids de fourmis	Myrmécophile	
Associés aux nids de vertébrés	Pholéophile	
Sporophores de champignons épicrotiques	Fongicole, Mycétophile	Xylomycétophages, prédateurs, psychophages
Écoulements de sève	Succicole	Opophages, prédateurs, mycétophages

La diversité des groupes trophique et écologique que nous venons de décrire illustre l'importance du bois mort en tant que support de la biodiversité forestière. Un exemple particulièrement documenté est celui de la *Nordic Database on Saproxylic Organisms*, base de données mise en place et coordonnée par Stokland dont le but est de rassembler les écologies de l'ensemble des organismes saproxyliques du nord de l'Europe. Dans cette base, les groupes les plus riches en espèces sont les champignons (polypores, ascomycètes et basidiomycètes s.l.) puis les coléoptères et les diptères (Figure 9).

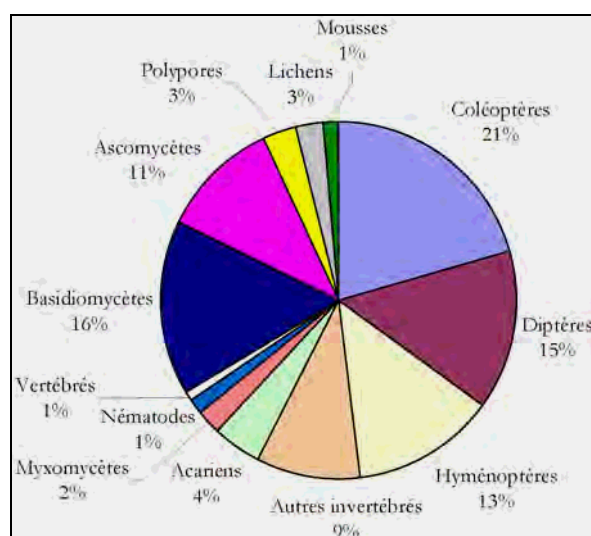


Figure 9. Distribution des richesses spécifiques parmi les groupes taxonomiques répertoriés dans la Nordic Database, base de données écologiques couvrant l'ensemble des organismes saproxyliques du nord de l'Europe (Stokland com. pers. 2006).

Un exemple pris avec les coléoptères permettra de détailler l'importance numérique des formes saproxyliques. Pour la France, le catalogue des coléoptères de Sainte-Claire Deville (1935-1938), compte 8 356 espèces. En 1997, ce nombre se place aux alentours de 9 600 (Martinez & Gauvrit 1997). Au regard des quelques 34 600 espèces d'insectes de France, l'ordre des coléoptères apparaît donc comme l'un des plus riche avec 28% des espèces (*ibid*). Brustel (2002) estime que parmi les coléoptères français, environ 1 900 espèces (20%) sont saproxyliques. En Allemagne, deux listes font état de 1 371 et 1 377 coléoptères saproxyliques, ce qui est concordant avec la situation française (Köhler 2000; Schmidl & Bussler 2004). Pourtant, si l'on se réfère à la Nordic Database, on ne pourra que constater que de nombreux coléoptères inclus dans cette base de données manquent dans les listes françaises et allemandes. Citons notamment les Staphylinidae et les Leiodidae, dont beaucoup d'espèces répondent à la

définition que nous avons donnée pour les coléoptères saproxyliques. Si l'on appliquait à la liste des coléoptères de France l'ensemble des taxons inclus dans la Nordic Database, le nombre d'espèces de coléoptères saproxyliques français devrait se porter aux alentours de 3 500, soit près du tiers de la diversité spécifique de l'ordre.

Tableau 4. Diversité des animaux saproxyliques en Europe d'après les données de Sütöni (2001); Brustel (2002); Dahlberg & Stokland (2004); Bobiec *et al.* (2005), Dodelin, données non publiées; Vallauri *et al.* (2005).

Groupes associés au bois mort	Finlande	Fennoscandie	Pologne	France	Alpes du nord (France)
Acariens	300 espèces	Environ 300 espèces			
Araignées	5 espèces				
Coléoptères	800 espèces	1 410 espèces	> 1 500 espèces	1 900 à 3 500 espèces	> 550 espèces
Diptères	500 à 1 000 espèces	Environ 1 000 espèces	72 espèces de syrphidés	45 familles	
Hyménoptères	500 à 1 000 espèces	Environ 900 espèces			
Autres insectes	80 espèces	650 espèces			
Mammifères		20 espèces	11 espèces de chiroptères	33 espèces	25 espèces
Nématodes	> 100 espèces	> 100 espèces			
Oiseaux		39 espèces	45 espèces	> 28 espèces	31 espèces

3. PROBLÉMATIQUE : BIODIVERSITÉ ET COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

La présence de bois mort en forêt naturelle dépend de la mortalité des arbres et de la vitesse de sa désorganisation (Jonsson B.G. *et al.* 2005). La mortalité des arbres est un facteur relativement aléatoire spatialement et temporellement, qui dépend également du type forestier et de la phase du cycle forestier (Peet & Christensen 1987; Esseen 1994; Bretz Guby & Dobberty 1996; Pedersen 1998; Monseud & Sterba 1999; Wich *et al.* 1999; Jonsson B.G. 2000; Dobberty *et al.* 2001; Pedlar *et al.* 2002). Nous ne revenons pas ici sur les aspects liés à la vitesse de désorganisation qui ont été développés précédemment, sauf pour rappeler que la décomposition suit une dynamique exponentielle négative. Cette dynamique particulière et les caractéristiques de la mortalité impliquent une distribution spatialement discontinue des premiers stades du continuum de décomposition. En revanche, les derniers stades du continuum (tels les gros troncs fortement décomposés) forment en forêt naturelle, un réseau plus dense et

des habitats plus stables, persistant sur le long terme (Karjalainen & Kuuluvainen 2002). L'aspect périssable du bois mort oblige les organismes saproxyliques à sans cesse rechercher et à compenser les extinctions locales par l'établissement sur de nouveaux matériaux, ce qui n'est pas sans rappeler le fonctionnement des méta-populations (Wu 1994; Hanski & Gilpin 1997; Hanski 1998, 1999).

L'Homme, par sa gestion forestière et l'export du bois, court-circuite le déroulement du processus écologique en forêt en réduisant l'importance de la phase hétérotrophe et en rajeunissant le système forestier (André J. 1997a; et voir Figure 2 p. 12). De nombreuses recherches ont permis de constater la diminution des volumes des stocks de bois mort des forêts gérées par rapport à ceux des forêts non gérées (voir par exemple : Green & Peterken 1997; Fridman & Walheim 2000; Siitonen *et al.* 2000; Vallauri *et al.* 2003).

Les organismes saproxyliques, et plus particulièrement les coléoptères qui occupent une place incontournable, tant en terme de diversité spécifique (Ødegaard 2000) que de diversité fonctionnelle, se trouvent dans une situation particulièrement défavorable du fait de leur organisation en méta-populations sur des substrats disséminés, périssables et exportés ou détruits dans une grande part des forêts par les activités anthropiques. Cette conjonction de facteurs, amplifiée par la mécanisation de la foresterie, menace la survie de nombreuses espèces de coléoptères saproxyliques. La perte d'habitats consécutive à la perte des bois morts constitue une menace sérieuse pour les organismes saproxyliques (Hanski & Hammond 1995; Martikainen *et al.* 1999; Evans & Jukes 2000; Grove 2002a, 2002b; Maeto *et al.* 2002; Similä *et al.* 2002a; Vallauri 2003). De même, Juillerat et Vögeli (2004) considèrent les invertébrés saproxyliques comme « *l'une des communautés les plus menacées à l'échelle européenne* » et rejoignent ainsi l'avis de Speight (1989) qui estime à près de 40% la proportion d'espèces de coléoptères saproxyliques en danger en Europe. Albrecht (1991) porte ce chiffre à 60% pour l'Allemagne. Les coléoptères saproxyliques figurent ainsi toujours en bonne place dans les listes rouges (Jonsell *et al.* 1998; Bense *et al.* 2001) ou parmi les listes d'espèces reliques de forêts naturelles (urwald relicts) (Müller *et al.* 2005). Parmi les 525 coléoptères forestiers de la liste rouge de Suède, 446 (85%) sont saproxyliques (Jonsell *et al.* 1998).

Ralentir, ou mieux, supprimer l'érosion de ce patrimoine biologique est une problématique tout à fait actuelle qui se justifie par des considérations à la fois éthiques,

sociologiques, écologiques et économiques (Lévêque & Mounolou 2001; Balmford *et al.* 2002; Vallauri 2003; Génot 2005).

À l'initiative des États français et finlandais, la première conférence ministérielle pour la protection des forêts en Europe (Strasbourg, 1990) a rassemblé 30 pays européens, l'Union Européenne et plusieurs observateurs intergouvernementaux. La nécessité d'une protection transnationale des forêts européennes y a été reconnue. Ensuite, la conférence d'Helsinki (1993) a vu émerger les principes de gestion durable des forêts et de conservation de la diversité biologique. La quatrième résolution a pointé au respect de la biodiversité (www.mcpfe.org).

En France, le principe d'une gestion forestière respectueuse de la biodiversité et des habitats est en expansion tant dans les forêts publiques que privées (Barthod & Ollagnon 1993; Barthod 1996; Falinski & Mortier 1996; Rameau 2001). Des labels de certification des bois issus de sylvicultures respectueuses (PEFC, FSC) se mettent en place (www.pefc-france.org et Vallauri 2003). L'Homme ne pouvant se dispenser des biens produits par la forêt et particulièrement du bois, son action en forêt est inévitable. Il s'agit donc d'adapter au cas par cas le plus souvent, les modes de gestion afin de concilier production de biens et/ou de services et biodiversité (Schiegg 1998). Le succès du colloque organisé sur le thème du bois mort par le LECA, le WWF et la FRAPNA a confirmé l'existence de cette volonté de mieux gérer la forêt, le bois mort et ses organismes associés ainsi que le besoin d'une élaboration de connaissances nouvelles et de leur transfert vers les gestionnaires (Vallauri *et al.* 2005).

D'un point de vue législatif, la prise en compte des quelques 1 900 à 3 500 coléoptères saproxyliques français se limite actuellement aux 9 espèces protégées au niveau national (Arrêté du 22 juillet 1993) et Européen (Directive 92-43 CEE, modifiée par la Directive 97-62 CE, dite Directive Habitats et Convention de Berne). La France est pourtant l'un des tout premiers pays à avoir écarté des forêts de toute intervention anthropique avec la protection de Fontainebleau dès 1854 (série de protection artistique, voir Schuck *et al.* 1994).

La gestion du bois mort est une idée relativement nouvelle mais qui tend à se développer rapidement (Harmon 2001). Des recommandations et des actions en faveur du bois mort et des organismes saproxyliques voient le jour (Office National des Forêts

1998; Noblecourt 2005). Ces adaptations des pratiques de gestion forestière doivent, pour être efficaces, reposer sur un socle important de connaissances. Si l'on fait un rapide bilan des connaissances disponibles au niveau des coléoptères saproxyliques, les pays d'Europe sont loin d'être égaux. La Suède, qui semble la mieux placée car héritière d'une longue tradition naturaliste depuis Linné, dispose d'ouvrages de systématique à jour, de listes rouges et de bases de données précises sur la biologie des espèces (Jonsell *et al.* 1998; Nordic Database). En France beaucoup d'éléments de répartition géographique et d'écologie sont dispersés dans la littérature mais de nombreuses lacunes existent. Brustel (2002) rappelle très justement, qu'il faut au moins 500 références bibliographiques pour identifier les coléoptères saproxyliques de France. Il n'existe pas de listes rouges et encore moins de liste de coléoptères saproxyliques bien que cela soit un travail en cours de réalisation (Dodelin, données non publiées). Ajoutons que les revues d'entomologie traitent régulièrement d'espèces saproxyliques nouvelles pour la France, prouvant qu'il reste des lacunes dans nos connaissances et que ce sujet reste d'actualité (Dodelin 2004a; Bouyon & Casset 2005; Curletti & Aberlenc 2005). À l'opposé, Martikainen n'a pas découvert d'espèce nouvelle pour la Finlande (ou pour la Science) parmi plus de 100 000 individus collectés et tous identifiés à l'espèce (Martikainen 2000). À l'échelle mondiale, les publications scientifiques disponibles semblent encore insuffisantes pour juger de l'efficacité des interventions à visées conservatoires en faveur des espèces saproxyliques. Il existe pourtant une large gamme d'études décrivant les changements de faunes saproxyliques en réponse aux modifications des habitats sur le court terme (Davies *et al.* 2006). Ces recherches se limitent actuellement à préconiser une variété de gestions différentes comme la conservation de bois mort et décomposé dans le but d'augmenter l'hétérogénéité et le nombre des habitats disponibles pour les espèces sur un même site.

L'objet de cette thèse se veut à la fois théorique et pratique dans la mesure où il s'agit de fournir des connaissances les plus solides possibles qui puissent être utilisées dans le cadre du développement d'une gestion forestière durable et respectueuse du bois mort et des organismes saproxyliques. Les coléoptères saproxyliques ont été retenus ici comme objets d'étude. Nous avons montré combien ils étaient incontournables en termes de diversités spécifique et fonctionnelle (Dajoz 1998; Ødegaard 2004). Nous avons également souligné les menaces d'extinction auxquels ils sont soumis du fait de leur compétition avec l'Homme. Ajoutons qu'il s'agit d'un groupe dont la taxonomie des formes adultes est relativement bien connue et que les résultats obtenus à propos de ce

groupe sont potentiellement généralisables à d'autres groupes d'organismes saproxyliques (Jonsson B.G. & Jonsell 1999). La conservation du compartiment hétérotrophe est un cadre large et diversifié pour qu'il ne soit possible de couvrir qu'une part des différents aspects qui le concernent. Deux hypothèses suffisamment importantes à notre sens pour devoir être documentées ont donc été sélectionnées.

4. HYPOTHÈSES DE TRAVAIL

Les deux questions fondamentales de l'écologie sont le positionnement (la réponse) des espèces aux gradients environnementaux et leur organisation au sein de leur communauté. Notre travail sera centré sur ces thèmes, qui seront abordés à différentes échelles spatiales allant de la plus large, le type forestier et le secteur géographique, à la plus précise qui considère les aspects qualitatifs des stocks de bois morts.

Il s'agira de mieux comprendre comment les coléoptères saproxyliques s'organisent entre-eux et vis-à-vis des caractéristiques majeures de leur environnement comme le type forestier et le stock de bois mort. Nous nous intéresserons également aux facteurs qualitatifs et quantitatifs conditionnant la répartition des coléoptères saproxyliques selon le bois mort en présence. Ces éléments sont en effet directement opérationnels dans le cadre de la gestion conservatoire des coléoptères saproxyliques.

4.1. *Hypothèse 1 : Les coléoptères saproxyliques s'organisent en communautés*

Le terme *communauté* est pris ici en synonyme de *peuplement*, au sens d'un ensemble de populations d'espèces différentes coexistant sur une surface définie et donc susceptibles d'avoir des interactions entre elles (Blondel 1995). Notre première hypothèse vise à établir un premier niveau d'organisation et de classification des espèces entre-elles. L'identification de communautés de coléoptères saproxyliques constitue historiquement le premier type d'approche de ce groupe.

En 1925, Graham démontrait que la bille de bois mort constitue une unité écologique et qu'elle possède un peuplement de coléoptères saproxyliques caractéristique et adapté. Décrivant les successions de ces organismes au cours de la

décomposition du bois, il montra que les espèces se répartissent selon des ressources particulières comme l'écorce ou le cambium (Graham 1925). À sa suite, d'autres auteurs ont cherché à décrire des communautés de coléoptères saproxyliques et leurs successions durant le continuum de la désorganisation (Wiackowski 1957; Dajoz 1966).

Une autre approche très fréquente car relativement aisée à mettre en œuvre, est celle focalisant sur les communautés d'essences particulières. En climats tempéré et boréal les essences documentées sont nombreuses : bourdaine (*Frangula alnus* Miller) (Villiers 1945; Simandl 1993), chêne vert (*Quercus ilex* Linnaeus) (Recalde Irurzun & San Martin Moreno 2003), genêt (*Cytisus scoparius* (L.) Link) (Simandl & Kletecka 1987), hêtre (*Fagus sylvatica* L.) (Dajoz 1966), peuplier (*Populus* sp.) (Kolström & Lumatjärvi 2000; Hammond *et al.* 2004), pins (*Pinus* sp.) (Schaefer 1961; Basset 1985b; Dajoz 1990; Sippola *et al.* 1995), sapin (*Abies alba* Miller) (Pfeffer & Zumr 1983).

Les études réalisées à l'échelle des habitats concernent des communautés exploitant certains types ou habitats du bois mort. Les souches ont été particulièrement étudiées car elles se trouvent à la charnière entre la sylviculture et la conservation du bois mort et des organismes saproxyliques (Wiackowski 1957; Jonsell 2001; Jonsell *et al.* 2004; Lindhe & Lindelöw 2004; Jonsell *et al.* 2005). Callot (1995) a réalisé un inventaire des coléoptères saproxyliques utilisant les branches sèches des taillis. L'étude de ce milieu est particulièrement novatrice et dans ce cas précis a permis de « démystifier » certaines espèces considérées comme rarissimes et de montrer l'intérêt d'un habitat méconnu. Bien délimités spatialement et faciles à échantillonner, les carpophores de champignons lignicoles sont probablement les habitats liés au bois mort les plus étudiés. Des faunes xylomycétophages sont ainsi décrites dans de très nombreuses publications (voir par exemple : Roubal 1927; Roussin 1947; Benick 1952; Rehfoos 1955; Dajoz 1960a; Höfler 1960; Roman 1970; Dajoz 1981, 1996; Yamashita & Hijii 2003; Nikitsky & Schigel 2004; Schigel *et al.* 2004). Les autres aspects liés aux distributions des coléoptères saproxyliques selon les habitats des stocks de bois mort seront repris plus en détail dans notre seconde hypothèse de travail.

À l'échelle de la forêt, les études écologiques considèrent les relations entre les coléoptères saproxyliques et le type ou/et le stade forestier ou encore le type de gestion forestière. Des travaux récents ont par exemple mis l'accent sur la relation entre les coléoptères saproxyliques et la taille des ouvertures intra-forestières naturelles (chablis)

ou artificielles car liées à la gestion (voir : Shure & Phillips 1991; mais surtout : Kaila *et al.* 1997; Funke *et al.* 1998; Duelli *et al.* 2002; Sippola *et al.* 2002; Bouget 2004; Bouget & Duelli 2004; Bouget 2005b, 2005a; Bouget & Leseigneur 2005). Les vieux peuplements et leur caractère naturel ont été particulièrement suivis et comparés avec des systèmes forestiers plus jeunes ou gérés (Martikainen *et al.* 2000; Similä *et al.* 2002a; Sverdrup-Thygeson & Ims 2002).

Parallèlement aux approches que nous venons de présenter, l'influence du type forestier sur la composition des communautés de coléoptères saproxyliques, bien qu'il soit sous-jacent dans la plupart des études, pas souvent été étudié en tant que facteur à part entière. Des références existent malgré tout pour certains types forestiers comme la hêtraie (Dajoz 1965a, 1966) ou les pinèdes tempérées et boréales (Gutowski 1995; Similä *et al.* 2002b). Pouvoir rattacher à un type forestier une ou plusieurs communautés d'espèces de coléoptères saproxyliques spécifiques de ce type est particulièrement intéressant d'un point de vue fondamental mais également pour la gestion. C'est cette recherche que nous proposons avec notre première hypothèse. Le type forestier est contraint par la roche mère, le climat, l'histoire et la topographie mais surtout par la biogéographie. C'est pourquoi un paramètre géographique sera introduit dans notre analyse.

4.2. *Hypothèse 2 : Les caractères quantitatifs et qualitatifs du stock de bois mort influencent la diversité et la structure des communautés de coléoptères saproxyliques*

Cette seconde hypothèse se place dans le champ de la synécologie et de l'autécologie. Nous reprenons ici le thème principal de l'écologie en considérant les relations entre les caractères environnementaux (*i.e.* du stock de bois mort) et les êtres vivants (*i.e.* les coléoptères saproxyliques) en tant que communautés mais aussi individuellement. Il s'agira donc d'identifier les facteurs ou les combinaisons de facteurs qui déterminent la distribution et l'agencement des coléoptères saproxyliques.

Le volume total de bois mort est conçu par de nombreux auteurs comme une mesure indirecte de la diversité spécifique des coléoptères saproxyliques. Pour cela, le volume total de bois mort est interprété en termes de quantité et de diversité d'habitats. La multiplication des habitats lorsque augmente le volume, étend d'autant les opportunités de coexistence d'espèces saproxyliques. Suivant ce principe, il faut donc

s'attendre à observer de plus grandes richesses spécifiques de coléoptères saproxyliques en présence de plus grandes quantités de bois mort (Sprecher-Uebersax 1989; Siitonen 1994; Økland *et al.* 1996; Welti 1998; Martikainen 2000; Sippola *et al.* 2002; Endrestøl 2003; Eriksson *et al.* 2006). Ce type d'analyse, reliant l'augmentation du nombre d'habitats au volume total de bois mort, a aussi été appliqué au niveau de la pièce de bois mort (Hilt & Ammer 1994) et de surfaces d'écorces (Ås 1993). Pourtant, le volume total de bois mort est une variable pouvant masquer les effets d'autres paramètres dans les études où elle est la seule prise en compte. Ainsi Økland *et al.* (1996) tout comme Martikainen *et al.* (2000), relèvent une forte inter-corrélation des variables qu'ils utilisent pour décrire le stock de bois mort. Si l'on considère l'hypothèse d'une richesse spécifique corrélée à la diversité des habitats, alors le nombre de fragments de bois mort pourrait être le paramètre fondamental dont l'effet est masqué par le volume (Økland *et al.* 1996). Le nombre de troncs morts au sol par hectare est par exemple corrélé à la richesse spécifique totale de champignons lignicoles (Stokland 2001).

Parallèlement aux aspects quantitatifs qui viennent d'être évoqués, beaucoup d'études ont eut pour objectif de déterminer les qualités de bois morts les plus importantes pour les faunes saproxyliques. Les nombreux paramètres testés et leurs bibliographies relatives seront détaillés dans le chapitre des matériels et méthodes car le protocole d'inventaire du bois mort en découle directement.

La *continuité temporelle du bois mort* est un paramètre essentiel du cycle forestier produit par l'imbrication des phases autotrophe et hétérotrophe. De nombreux travaux ont montré qu'elle était essentielle à la survie de nombreux organismes saproxyliques (Økland 1994; Nilsson & Baranowski 1997; Lindgren 2001; Jonsell & Nordlander 2002; Sverdrup-Thygeson & Lindenmayer 2003). Directement liée à la quantité de bois mort, la continuité temporelle du bois mort trouve logiquement sa place à la suite du questionnement ouvert avec notre seconde hypothèse. Le caractère opérationnel des résultats attendus est indéniable. Ceux-ci permettent d'envisager une prédiction de la diversité spécifique des coléoptères saproxyliques à partir de l'expertise du bois mort et d'établir des seuils quantitatifs de bois mort qui soient favorables aux coléoptères saproxyliques et plus largement à la faune saproxylique (voir par exemple le cas du Pic tridactyle : Bütler *et al.* 2004; Bütler & Schlaepfer 2004).

Sites d'étude, matériel et méthodes



Portage des pièges VIM. © Dodelin B. 2006.

1. PRINCIPE MÉTHODOLOGIQUE

Nous proposons ici d'étudier les relations s'établissant entre des habitants, les coléoptères saproxyliques, et leurs habitats, le stock de bois mort. L'approche retenue consiste en une étude *la même année et au même endroit* de ces deux éléments. La base de données obtenue comporte ainsi pour chaque station, des variables contextuelles (sites et techniques), environnementales (bois mort) et faunistiques (coléoptères saproxyliques). Les analyses sont effectuées à différentes échelles spatiales, depuis le piège jusqu'à la station et enfin la forêt.

2. SITES D'ÉTUDE

2.1. *Matrice écologique*

Les objectifs affichés imposent de travailler à partir d'une matrice écologique qui puisse renfermer des forêts riches en bois mort. D'importants stocks de bois morts sont en effet nécessaires pour assurer la représentation d'une forte diversité de types de bois morts. Nous avons retenu pour cela le nord des Alpes françaises. Ce secteur possède du bois mort en quantité, y compris en forêt gérée. Cette situation est originale par rapport à la majeure partie des forêts gérées en plaine ou dans le nord de l'Europe. Dans ces forêts, l'exploitation retire en effet presque totalement le bois mort (Fridman & Walheim 2000; Siitonen & Stokland com. pers. 2005; Similä *et al.* 2002a; Vallauri *et al.* 2003).

Cette « abondance » de bois mort en forêt alpine tient à une conjonction de facteurs favorables. En montagne, le contexte économique est actuellement défavorable à la vente du bois dans les secteurs les moins accessibles. Par exemple, l'unité territoriale Rhône-Alpes de l'Office National des Forêts est en dernière position française des ventes de bois pour l'année 2003 (Office National des Forêts 2004). Les volumes de bois à l'hectare augmentent avec le degré de pente (Ministère de l'agriculture et de la pêche 2000; Vallauri & Poncet 2002) permettant une accumulation substantielle du volume des arbres sur pieds (Bontron & Stephan 1998) ou morts (Ministère de l'agriculture et de la pêche 2000; Vallauri & Poncet 2002; Dodelin *et al.* 2004). La situation est la même dans les Alpes suisses (Stöckli com. pers. 2004). Le second facteur est historique et met en scène des événements qui ont permis la persistance de vieilles

forêts et de gros volumes de bois sur pied et mort. Les choix politiques décisifs furent la mise en place du réseau des forêts de Restauration des Terrains de Montagne (R.T.M., lois allant de 1860 à 1933) et la protection par l'Armée, de forêts frontalières. Les législations sur le défrichement datent de 1776 puis le rôle stratégique de défense du pays c'est accru pour les forêts alpines à partir de 1882 et jusqu'à la première guerre mondiale (Arnould *et al.* 1997).

Le choix des sites d'étude ne s'est pas limité à la présence de bois mort. Nous avons également intégré la continuité historique du couvert forestier en ne retenant que des forêts à continuité de couvert dans le plan d'échantillonnage. Une expérience récente réalisée dans 2 forêts de la région parisienne montre l'importance de ce paramètre. Le Bois de Boulogne, avec une continuité du couvert forestier d'au moins 800 ans et le Bois de Vincennes, avec un défrichement total vers 1810 durant 30 ans environ puis une replantation, diffèrent largement au niveau de leurs communautés de coléoptères saproxyliques. La plus grande richesse spécifique va au site avec continuité du couvert (Noblecourt 2004). De même, Nilsson et Baranowski (1997) montrent qu'à disponibilités d'habitats égales, il existe un appauvrissement de la diversité spécifique des coléoptères saproxyliques dans les sites anciennement perturbés c'est-à-dire n'ayant pas connu une continuité des processus écologiques.

2.2. *Types forestiers*

Les Alpes sont une zone où la superposition des gradients altitudinaux et climatiques aux expositions des versants crée des étages de végétation dont le plus étendu est le complexe des hêtraies (étage montagnard des Alpes externes) (Ozenda 1985). Cette importance impose de considérer les hêtraies si l'on souhaite appliquer largement des recommandations de gestion. Aux cotés des forêts appartenant au complexe des hêtraies, nous avons ajouté une forêt de la série interne du sapin (Ozenda 1985) pour, entre autres caractéristiques, l'état exceptionnel de son stock de bois mort.

Au sein du complexe des hêtraies, les combinaisons entre le hêtre (*Fagus sylvatica* L.), le sapin (*Abies alba* Miller) et l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst) sont nombreuses et d'une grande complexité d'un point de vue phytosociologique. Un tel détail étant a-priori largement éloigné notre contexte d'étude, nous situerons simplement les forêts étudiées dans les deux principales typologies : celle du code CORINE Biotope (Bissardon *et al.*

1997) – *hêtraies* (41.1), *forêts mixtes de pentes et de ravins* (41.4), *sapinières* (42.1) et *pessières* (42.2) – et celle, plus globale, de la classification BEAR (Larsson 2001) – *subalpine conifer vegetation in nemoral zone* (1), *mixed spruce and fir forest* (8) et *montane beech and mixed beech-fir-spruce forest* (13) – (voir le Tableau 5).

L'exposition des pièces de bois au soleil influe sur la composition des communautés de coléoptères saproxyliques, certaines espèces ayant de nettes préférences pour les bois ensoleillés ou ombragés (Gärdenfors & Baranowski 1992; Funke *et al.* 1998; Jonsell *et al.* 2001; Bouget & Duelli 2004; Lindhe 2004). Dans la liste rouge des coléoptères saproxyliques de Suède, 59% des espèces ont un préférendum pour le bois mort ensoleillé tandis que 9% sont ombrophiles et 9% semi-ombrophiles (Jonsell *et al.* 1998). L'exposition sera prise en compte dans nos analyses. Les stations ensoleillées sont C1, C2 et E3 (coupes récentes), toutes les autres étant placées sous le couvert de la canopée.

2.3. Localisation des sites d'étude

Les quatre forêts étudiées se trouvent dans la moitié nord des Alpes françaises dans les départements de l'Isère (2), de la Savoie (1) et des Alpes-de-Haute-Provence (1) (Figure 10 et Tableau 5).

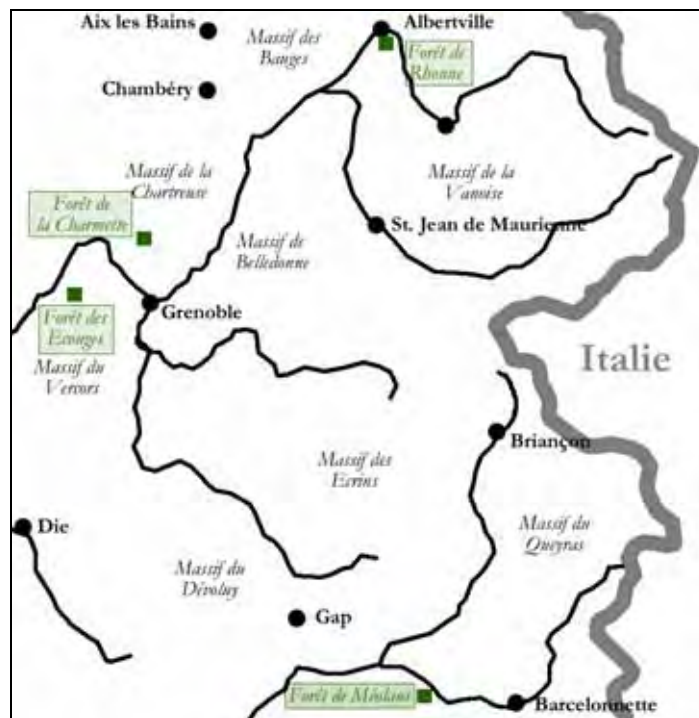


Figure 10. Localisation des forêts étudiées dans le nord des Alpes françaises.

Tableau 5. Caractères généraux des forêts étudiées. Les coordonnées sont prises en un point équidistant aux stations d'un même site. Les tranches altitudinales sont indiquées entre la station la plus basse et la plus élevée. L'ordre des essences transcrit leur dominance dans le peuplement.

Site	Dép.	Commune	Coordonnées	Altitude (m)	Statut de propriété	Principales essences vivantes (classement selon la dominance)	Classifications CORINE et (BEAR)
Col de la Charmette	38	Saint-Pierre-de-Chartreuse	N : 45,324 E : 05,737	1300	Domaniale	<i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Fagus sylvatica</i>	42.1 et 42.2 (13)
Domaine des Écouges	38	Rencurel, Saint-Gervais, La-Rivière	N : 45,185 E : 05,510	1050-1300	Conseil général de l'Isère	<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Quercus</i> sp.	41.1, 41.4 et 42.2 (13)
Forêt de Méolans	04	Méolans-Revel	N : 44,388 E : 06,485	1200-1650	Communale	<i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Larix decidua</i> , <i>Quercus</i> sp. <i>Salix</i> sp.	42.2 (1)
Rhone	73	Albertville	N : 45,659 E : 06,407	650-1000	Communale	<i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Fagus sylvatica</i>	42.1 et 42.2 (13)

2.4. Localisation des pièges et des stations

Le terme *station* désigne des secteurs forestiers dans lesquels ont été placés les groupes de pièges et où ont été réalisés les inventaires de bois mort. Les stations ont été choisies pour être homogènes en terme de type, de structure et d'âge forestier mais également en terme de stock de bois mort (quantité ainsi que diversité des pièces et des états de décomposition). Une description générale des stations est donnée dans le Tableau 6. Les cartes positionnant les stations, pièges et transects dans chaque forêt sont annexées.

Tableau 6. Caractères généraux des stations. Les surfaces indiquées pour les transects tiennent compte des corrections de surface liées aux grands troncs morts. Les codes des pièges indiquent l'absence (S) ou l'usage (I) de l'essence de térébenthine comme attractif. Les pièges MS1, MT7, MS8, RS7 et RS8 ont été exclus car jugés trop éloignés des situations homogènes.

Forêt	Coordonnées	Classifications CORINE et (Bear)	Principales essences (rangées par dominance)	Station	Maturité et brève histoire de la station	Nombre de pièges vitres	Pièges entomologiques (Codes)	Disposition et surface (ha) des transects
Col de la Charmette	N: 45,324 E: 05,737 Z: 1300	42.1 et 42.2 (13)	<i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Fagus sylvatica</i>	C1	Futaie jardinée. Dernière coupe en 1997 (6 ans avant cette étude)	4	CS1 à CS4	Parallèles (0,599)
				C2	Futaie jardinée. Dernière coupe en 2002 (1 an avant cette étude)	3	CS5 à CS7	Parallèles (0,104)
Domaine des Écouges	N: 45,185 E: 05,510 Z: 1050-1300	41.1, 41.4 et 42.2 (13)	<i>Picea abies</i> (plantation)	E1	Vieux peuplement	2	ES1 ET1	En croix (0,081)
				E2	Plantation mature	2	ES2 ET2	En croix (0,080)
			<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Picea abies</i>	E3	Forte coupe environ 5 ans avant cette étude	2	ES3 ET3	En croix (0,072)
				E4	Vieux peuplement. Dernière coupe environ 20 ans avant cette étude	2	ES4 ET4	En croix (0,086)
			<i>Fagus sylvatica</i> , <i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Quercus</i> sp.	E5	Jeune peuplement	2	ES5 ET5	En croix (0,080)
Forêt de Méolans	N: 44,388 E: 06,485 Z: 1200-1650	42.2 (1)	<i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Pinus sylvestris</i> , <i>Larix decidua</i> , <i>Quercus</i> sp. <i>Salix</i> sp.	M1	Vieux peuplement. Dernière coupe > 50 ans	5	MS2, MT3, MS4, MT5, MS6	Parallèles (0,264)
				M2	Vieux peuplement. Dernière coupe > 50 ans	4	MS9, MT10, MT11, MS12	Parallèles (0,260)
Rhone	N: 45,659 E: 06,407 Z: 650-1000	42.1 et 42.2 (13)	<i>Picea abies</i> , <i>Abies alba</i> , <i>Fagus sylvatica</i>	R1	Futaie jardinée. Vieux peuplement. Dernière coupe en 1988 (25 avant cette étude)	6	RS1 à RS6	Parallèles (0,300)

3. ÉTUDE DU BOIS MORT

3.1. Objectifs méthodologiques

L'étude du stock de bois mort a ici pour buts de dégager des informations quantitatives et qualitatives qui soient les plus précises possibles. La seconde contrainte fixée est l'obtention d'une information spatialisée pouvant être reliée aux caractéristiques des faunes étudiées. En dernier lieu, cette collecte de données doit répondre à une faisabilité en terme de temps de travail et de coût matériel.

3.2. Méthode d'inventaire du bois mort

De nombreuses méthodes d'inventaire du bois mort ont été développées mais souvent pour répondre à des contraintes d'études très précises si bien qu'il n'existe pas de méthode « unique » (Tableau 7).

Tableau 7. Principaux types de placettes d'inventaire du bois mort (Ståhl *et al.* 2001; Woldendorp *et al.* 2004; Bruciamacchie M. 2005a; 2005b).

Type de placette	Principe de mesure	Avantages	Inconvénients	Référence
Placette circulaire à surface fixe (fixed-area plot).	Prise en compte des pièces de bois à l'intérieur d'un cercle de rayon fixe défini à l'horizontale.	Information spatialisée. Fiabilité des inventaires.	Installation des placettes difficile et coûteuse. Mise en œuvre délicate en cas de forte pente. Multiplication des placettes si le rayon choisi est faible.	Protocole COST E4 Inventaire forestier du Luxembourg
Placette linéaire à surface fixe (fixed-area plot).	Prise en compte des pièces de bois à l'intérieur d'une bande de largeur et de longueur prédéfinies.	Installation facile des placettes et réduction du temps de travail. Simplicité de mise en œuvre.	Forte variation induite par les pièces limites de grande taille (en partie en dehors de la surface inventoriée).	Ce travail
Placette linéaire (line intersect sampling).	Prise en compte des morceaux de bois croisant la ligne d'inventaire.	Le volume de bois mort par hectare est indépendant de la longueur des pièces. Temps de travail très réduit.	Nécessité d'une longueur minimale de 1 000 m. Poids d'une pièce inversement proportionnel à sa longueur et à la longueur de la placette. Exclusion des pièces verticales.	Inventaire forestier Suisse (Van Wagner 1982; Waddell 2002)
Placette à angle fixe (point relascope sampling).	Le peuplement et balayé par un angle fixe. Les pièces de bois retenues sont celles dont la longueur apparente est supérieure à l'angle choisi ($> \pi/4$).	Assez bonne précision de la mesure.	Difficulté de mise en œuvre pour le bois mort (visibilité). Pièces limites difficiles à traiter. Nécessité de mesures supplémentaires sur la pièce pour obtenir plus de critères que la longueur totale des pièces.	(Ringvall <i>et al.</i> 2001)

Une approche classique pour l'inventaire de bois mort consiste à utiliser un réseau régulier de placettes circulaires (Parviainen *et al.* 1999). Cette méthode fournit un inventaire de bonne qualité ainsi que des informations spatialisées (Ståhl *et al.* 2001). Nous l'avons utilisé dans plusieurs forêts des Alpes dans le cadre des inventaires COST E4. Elle se révèle d'un usage plutôt difficile notamment en terrain accidenté (cheminements, positionnement des placettes). À cela s'ajoute une précision moindre vis-à-vis de méthodes comme le transect linéaire (line intersect sampling) (Van Wagner 1982; Waddell 2002; Woldendorp *et al.* 2004). Les problèmes de mise en œuvre des placettes circulaires, notamment lorsque l'opérateur est seul, nous ont incité à utiliser une méthode plus simple : le transect linéaire à surface fixe (strip surveying).

Le principe de fonctionnement du transect linéaire à surface fixe se rapproche du transect linéaire, méthode efficace et simple (Ståhl *et al.* 2001). En revanche, le transect linéaire à surface fixe présente le défaut de ne balayer qu'une surface réduite (2 m dans ce travail) et en conséquence de surestimer le volume par hectare des pièces limites (placées en partie hors du champ du transect). Pour corriger cet effet, nous avons choisi d'augmenter l'aire du transect par l'ajout des aires délimitées par les projections orthogonales des troncs sur le sol. Seuls les arbres de taille supérieure à 10 m et gisant au sol sont inclus dans ce calcul. Les calculs effectués en abaissant cette limite de longueur et/ou en ajoutant les autres pièces de bois mort ont montré que les surfaces correspondantes sont négligeables par rapport à la surface du transect. L'usage prioritaire dans les analyses, des nombre d'éléments permet également de réduire le biais de la conversion à l'hectare.

Le positionnement des transects est de type systématique avec un point de départ aléatoire. La disposition spatiale des transects est sujette à débat. Certains auteurs proposent de disposer les transects en sous-systèmes à 2 ou 3 branches (transects d'une vingtaine de mètres de longueur inscrits dans un cercle), parfois eux-mêmes regroupés par 4 ou 5, chaque niveau du système étant destiné à l'inventaire de types de bois morts particuliers (Waddell 2002; Bruciamacchie 2005b). Ce type de placement est particulièrement complexe à mettre en œuvre. Pourtant, hors de contextes particuliers (chablis tous orientés dans la même direction par exemple), l'orientation des transects n'influence pas le résultat final (Gergoire *et al.* 2004). La longueur des transects doit être fixée de manière à obtenir une surface d'inventaire suffisante tout en restant à l'intérieur d'un secteur homogène. L'hétérogénéité forestière est souvent importante à grande échelle et dans la plupart des forêts, sauf événement catastrophique, le schéma de mortalité des arbres est de type agrégatif, en lien avec de petites perturbations portant sur des surfaces réduites (Harmon *et al.* 1986; Rouvinen & Kuuluvainen 2001). Nous avons donc retenu, dans les secteurs les plus hétérogènes, des transects relativement courts (100 m) disposés en croix orthogonale de 4 transects. Dans les parcelles homogènes sur de plus grandes surfaces, les transects sont parallèles et de plus grande longueur (250 m), espacés entre eux de 100 m. Ils sont alors orientés dans le sens de la pente ou parallèlement aux courbes de niveau selon la configuration topographique du terrain (voir les cartes des transects en annexe).

Sont incluses dans l'inventaire les pièces de bois mort dont la partie inscrite dans la surface du transect présente un diamètre d'au moins 7,5 cm pour les arbres morts debout et d'au moins 10 cm pour les autres pièces. Les éléments complètement enfouis dans le sol ou dont les limites physiques ne peuvent être appréciées sur le terrain (très forte décomposition) ne sont pas retenus dans l'inventaire. Dans le cas des houppiers, seul l'axe principal est pris en compte et les branches non mesurées (Figure 11).

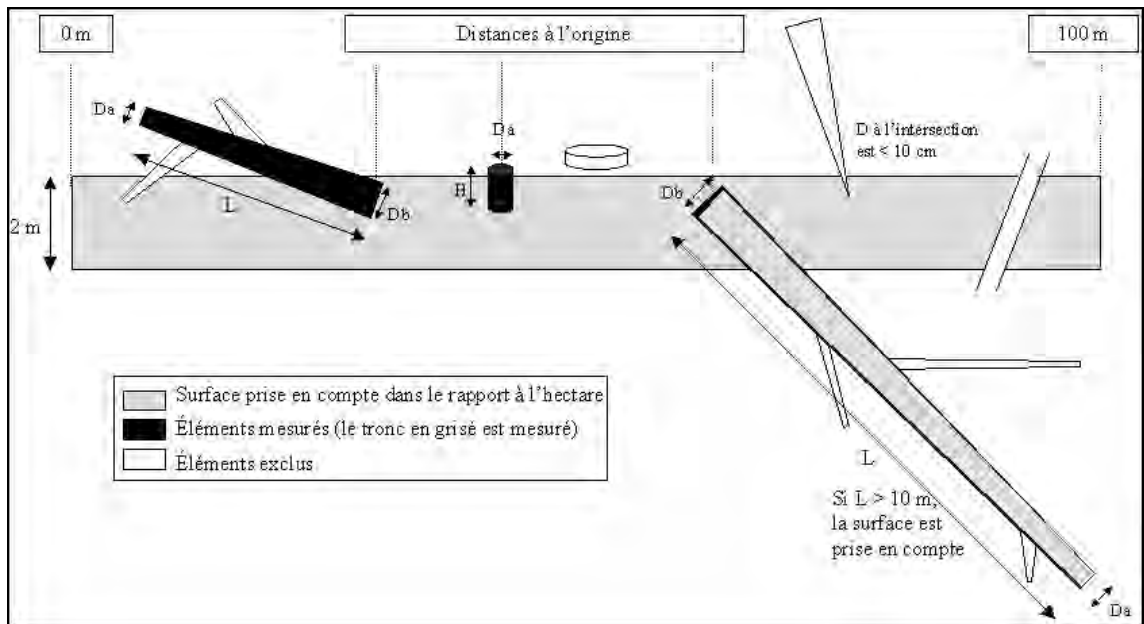


Figure 11. Schéma d'un transect pour l'inventaire des bois morts avec le statut des pièces et les mesures réalisées. Les pièces de bois mort enfouies dans le sol ne sont pas comptabilisées.

Les volumes sont calculés en considérant les souches comme des cylindres droits $[V = H \cdot \pi \cdot (D_a^2)/4]$ et les billons, arbres morts debout et chandelles comme des troncs de cônes $[V = \pi \cdot L \cdot (D_a^2 + D_b^2 + D_a \cdot D_b)/12]$ et $V = \pi \cdot H \cdot (D_a^2 + D_b^2 + D_a \cdot D_b)/12]$. V est le volume, L la longueur, H la hauteur, D_a le plus grand diamètre (mesuré à la hauteur de 1 m 30 pour les arbres debout, l'évasement de la souche étant pris en compte le cas échéant sur les arbres morts non debout) et D_b le plus petit diamètre.

Le rapport des quantités à l'hectare utilise la surface des placettes linéaires inventoriées dans chaque station additionnées des surfaces occupées par les projections des troncs reposant au sol et mesurant 10 m et plus de longueur ($S = L \cdot (D_a + D_b)/2$ où L est la longueur mesurée et D_a et D_b les diamètres mesurés aux extrémités a et b pour les autres fragments).

3.3. *Typologies utilisées pour caractériser les bois morts*

Les typologies développées pour décrire le bois mort sont très nombreuses (se reporter au Tableau 8 pour une vue d'ensemble). Pourtant, la diversité des définitions des classes de décomposition se base sur un nombre réduit de paramètres :

- L'avancement de la décomposition du bois pris au sens large, c'est à dire incluant les critères pratiques de mesure que sont la dureté du bois, la forme de la section du tronc, son intégrité et son intégration à l'humus, la structure générale de l'arbre (présence des branches fines par exemple) ;
- La présence de végétaux sur et dans le bois mort (l'envahissement par les racines et la présence d'organismes épixyliques), paramètre qui ne concerne pas nos objets d'études ;
- La position vis-à-vis du sol ;
- L'intégrité corticale ;
- Le type de pourriture dont dépendent la texture et la couleur du bois.

Økland *et al.* (1996) ont été parmi les premiers à étudier les relations entre des variables décrivant le stock de bois mort et les coléoptères saproxyliques. Le grand nombre de variables qu'ils ont testé permet en quelque sorte un premier tri des variables importantes à prendre en compte. Notre revue bibliographique des descripteurs du bois mort, importants pour les coléoptères saproxyliques, est résumée dans le Tableau 9.

Tableau 8. Principales typologies du bois mort utilisées pour caractériser des biotopes d'organismes saproxyliques.

Essences	Organismes	Nombre de classes	Critères	Typologies	Références
<i>Pinus mugo</i> (Suisse)	Arthropodes	1-4 (liber et écorce uniquement). 5-6 (bois uniquement).	- Couleur du liber. - Intégrité corticale. - Teneur en eau. - Décomposition du bois.	1. Liber de coloration normale, quelques rares taches brunes. 2. Liber jaune avec nombreuses taches brunes. 3. Liber à coloration intermédiaire aux stades 2 et 4. 4. Liber noir, écorce déhiscente. 5. Bois peu décomposé, teneur en eau < 50% du poids frais. 6. Bois très décomposé, teneur en eau ≥ 50% du poids frais.	(Basset 1986)
Diverses (Finlande)	Invertébrés	3 (écorce uniquement). 3 (bois uniquement).	- Intégrité corticale. - Avancement de la décomposition.	1. Écorce intacte. 2. Écorce partiellement absente. 3. Écorce absente. 1. Bois dur. 2. Surface ramollie. 3. Tout le bois ramolli.	(Biström & Väisänen 1988)
<i>Pinus uncinata</i> (France)	Coléoptères	4 (écorce uniquement).	- Intégrité corticale.	1. Écorce fortement adhérente. 2. Écorce moins adhérente. 3. Écorce se détachant. 4. Écorce se détachant en grandes plaques.	(Dajoz 1990)
Diverses (Suède)	Coléoptères	4	- Intégrité corticale. - Avancement de la décomposition.	1. Mort < 2 ans, écorce présente. 2. Mort 2-5 ans, bois dur, écorce absente. 3. Mort 5-15 ans, bois pourri attaquant avec un couteau. 4. Mort > 15 ans, bois pourri attaquant avec la main.	(Jonsell <i>et al.</i> 1998)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Canada)	Collemboles	3	- Avancement de la décomposition du bois.	1. Bois en état. 2. Bois modérément décomposé. 3. Essentiel du bois mou et spongieux.	(Marshall <i>et al.</i> 1998)
<i>Populus tremula</i> (Finlande)	Coléoptères	4	- Vitalité de l'arbre. - Intégrité de l'écorce.	1. Vivant avec une cavité à la base du tronc. 2. Mort récemment : phloème frais. 3. ≥ 50% de l'écorce présente. 4. < 50% de l'écorce présente.	(Martikainen 2001)
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Columbia Britannique)	Divers	5 (bois mort au sol uniquement).	- Intégrité corticale. - Texture du bois et structure de l'arbre. - Forme de la section du tronc - Couleur du bois. - Position du tronc vis-à-vis du sol. - Envahissement du bois par des racines.	1. Écorce, branchettes et texture intactes, section ronde, couleur d'origine, tronc surélevé, pas d'invasion de racines. 2. Écorce intacte, branchettes absentes, texture intacte à partiellement molle, section ronde, couleur d'origine, tronc gisant en partie, pas d'invasion de racines. 3. Écorce éparse, branchettes absentes, texture en grandes parties, section ronde, couleur d'origine disparaissant, tronc gisant, racines dans l'aubier. 4. Pas d'écorce ni branchettes, texture fragmentée, section ronde à ovale, couleur marron claire à marron rouge, tronc gisant, racines dans le bois de cœur. 5. Pas d'écorce ni branchettes, texture poudreuse, section ovale, couleur marron rouge à marron noir, tronc gisant, racines dans le bois de cœur.	Bartels <i>et al.</i> 1985 <i>in</i> (Stevens 1997)

Tableau 8 (suite).

Essences	Organismes	Nombre de classes	Critères	Typologies	Références
<i>Picea abies</i> & <i>Pinus sylvestris</i> (Russie, Oural)	Champignons lignicoles	5	<ul style="list-style-type: none"> - Dureté du bois. - Intégrité corticale. - Avancement de la décomposition du bois. - Présence d'organismes épiphytiques. - Forme de la section du tronc - Intégration au sol. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Bois dur, le couteau ne peut s'enfoncer plus de quelques mm dans le bois, écorce ± intacte, mort récente, pas de décomposition, flore épiphyte identique aux arbres vivants. 2. Bois peu dur, le couteau s'enfonce entre 1-2 cm dans le bois, écorce en partie absente, cryptogames épiphytiques présents (épicéa). 3. Bois tendre, décomposé par petites surfaces, le couteau s'enfonce de 3-5 cm dans le bois, écorce en général absente, lichens spécifiques sur le tronc nu. 4. Bois mou, toute la lame entre facilement dans le bois, la décomposition touche tout le tronc dont certaines parties sont complètement décomposées, l'écorce n'est présente qu'en de très petits points, nombreux bryophytes et lichens spécialisés. 5. Bois très mou, complètement décomposé se désagrégeant aux doigts, forme difficile à reconnaître, couvert par la végétation du sous-bois et la régénération. 	(Renvall 1995; Rouvinen & Kuuluvainen 2001; Rouvinen & Kouki 2002)

Tableau 9. Variables écologiques du bois mort corrélées à la richesse spécifique des coléoptères saproxyliques.

Variables écologiques	Corrélation	Références
<i>Caractères généraux</i>		
Volume total de bois mort	+	(Sprecher-Uebersax 1989; Økland <i>et al.</i> 1996; Welti 1998; Martikainen <i>et al.</i> 2000; Similä <i>et al.</i> 2003)
<i>Caractères relatifs aux essences</i>		
Volume de résineux morts	+	(Økland <i>et al.</i> 1996; Martikainen <i>et al.</i> 2000)
Volume de feuillus morts	+	(Økland <i>et al.</i> 1996; Martikainen <i>et al.</i> 2000)
Volume par essence	0 +	(Økland <i>et al.</i> 1996; Martikainen <i>et al.</i> 2000)
<i>Caractères relatifs à la décomposition</i>		
Volume de chaque classe de décomposition	+	(Økland <i>et al.</i> 1996)
Volume de la première classe de décomposition	+ (Scolytes)	(Similä <i>et al.</i> 2003)
<i>Caractères relatifs aux dimensions des pièces</i>		
Diamètre des troncs	+	(Väisänen <i>et al.</i> 1993)
Classe de diamètre 21 à 30,9 cm	+	(Hammond <i>et al.</i> 2004)
Nombre de tronc avec un $D_{130} > 40$ cm	+	(Økland <i>et al.</i> 1996; Martikainen <i>et al.</i> 2000)
Nombre de pièces au sol avec $D > 30$ cm	+	(Sverdrup-Thygeson 2001)
<i>Caractères relatifs à l'écorce</i>		
Surface d'écorce	+	(Martikainen <i>et al.</i> 2000)
<i>Caractères relatifs aux types de bois mort</i>		
Chandelle ou tronc au sol	+	(Väisänen <i>et al.</i> 1993; Jonsell & Weslien 2003; Hammond <i>et al.</i> 2004)
Nombre de souches coupées	-	(Martikainen <i>et al.</i> 2000)
<i>Indices synthétiques</i>		
Diversité d'habitat	+	(Økland <i>et al.</i> 1996; Martikainen <i>et al.</i> 2000; Similä <i>et al.</i> 2003)

Aux descripteurs du bois mort susceptibles d'intéresser les coléoptères saproxyliques (Tableau 9) nous ajouterons le type de pourriture (paramètre non redondant avec la classe de décomposition), car il s'agit d'un descripteur noté comme important dans la littérature mais non validé statistiquement. Araya (1993) a par exemple montré qu'au sein d'un même genre de Lucanidae, des espèces sont inféodées aux pourritures rouges et d'autres aux pourritures blanches. Un autre exemple peut être pris avec les Elateridae saproxyliques dont les larves zoophages se développent dans des caries spécifiques (Leseigneur 1972; Martin 1989; Platia 1994) parfois avec des exigences si strictes qu'il fut proposé d'utiliser les espèces concernées comme bio-indicateurs (Schimmel 1999).

3.4. *Considérations pratiques pour les relevés typologiques*

Le compartiment hétérotrophe se compose d'une grande variété de matériaux qui vont du bois mort au cœur des arbres vivants à la matière humifiée. Prendre en compte l'ensemble de ses éléments n'est pas réalisable dans le cadre matériel de nos recherches. Le compartiment qui va nous intéresser ici se limite aux bois morts debout, aux bois morts au sol qui ne soient pas enfouis entièrement et aux souches. Sont donc exclus les bois morts présents dans et sur les arbres vivants, les racines mortes et les pièces de bois mort enfouies (en général extrêmement décomposées), les fructifications (ou parties de fructifications) ligneuses, l'humus.

Les types de bois mort relevés sont les suivants :

- L'arbre *mort debout* correspond à un arbre mort sur pied intègre (arbre mort debout au sens strict, « standing dead tree ») ou cassé (chandelle, « snag ») dont le diamètre à 130 cm de hauteur (D_{130}) est $\geq 7,5$ cm.
- La *souche* possède une hauteur inférieure à 130 cm (il s'agit au-delà d'un arbre mort debout). La hauteur de la souche est mesurée à l'amont avec une limite de 10 cm sous laquelle la pièce n'est pas considérée.
- Les *bois morts au sol* sont mesurés lorsqu'il présentent au moins un diamètre ≥ 10 cm et une longueur ≥ 100 cm. Le type *au sol surélevé* est utilisé pour les bois morts dont plus de la moitié de la face inférieure n'est pas au contact du

sol pour diverses raisons (branches, relief, soutien par un arbre debout...), et inversement pour le type *au sol reposant*.

Les limites dimensionnelles qui viennent d'être exposées permettent de correspondre à la norme d'inventaire de l'Office National des Forêts, d'exclure les arbustes de l'inventaire (et ainsi centrer notre sujet sur les arbres qui intéressent plus particulièrement la gestion forestière) et de réduire fortement le temps de travail (pour une discussion sur ces aspects, voir Harmon & Sexton 1996). Dans notre cas précis d'étude (Figure 12 et Figure 13), les troncs de faibles diamètres, par exemple ceux de 10 à 30 cm, sont particulièrement nombreux mais ne forment pas des volumes importants. Descendre les diamètres limites en deçà de 10 cm n'a donc un intérêt que si l'on cherche à obtenir des nombres d'éléments et non des volumes, mais au prix d'une forte augmentation de la charge de travail.

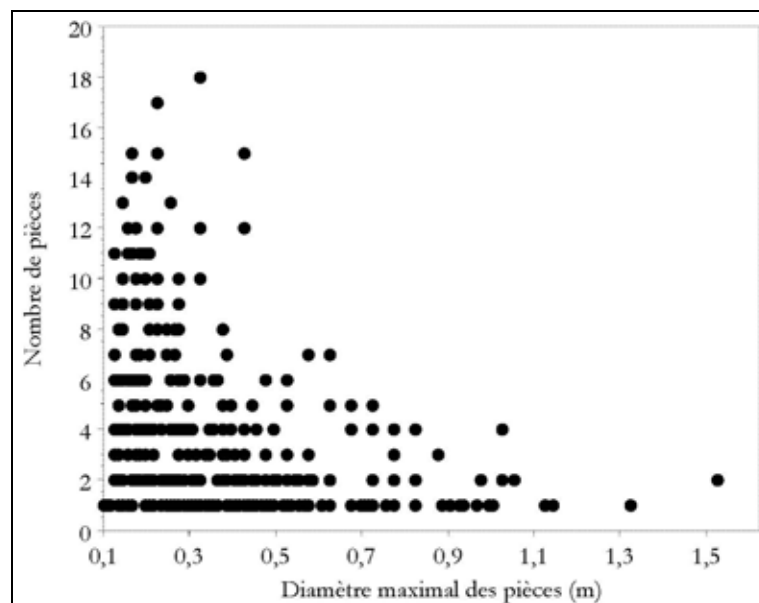


Figure 12. Distribution en fonction du diamètre maximal, des nombre de pièces de bois mort inventoriées dans cette étude ($n = 347$).

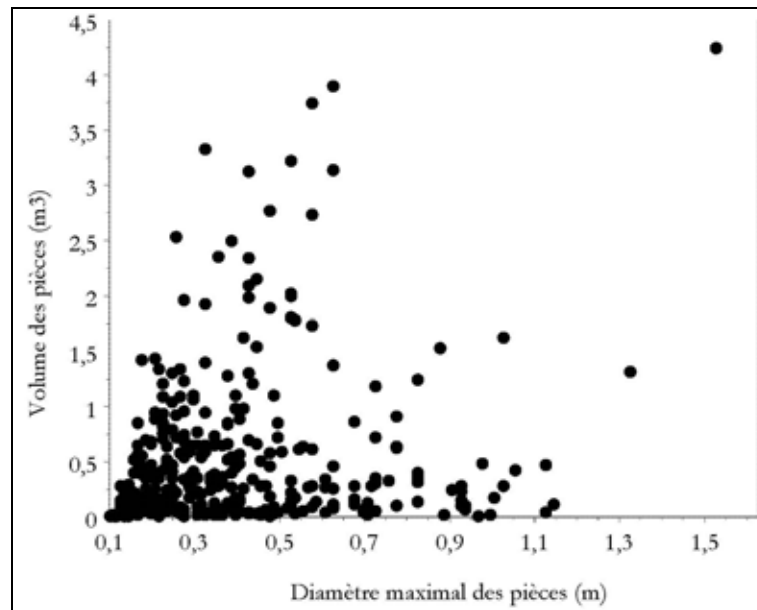


Figure 13. Distribution en fonction du diamètre maximal, des volumes des pièces de bois mort inventoriées dans cette étude (volume total = 181,14 m³).

Les essences retenues sont celles se trouvant dans les sites d'étude sans autre restriction que celle de correspondre aux dimensions limites et de se trouver dans les transects. L'essence est identifiée par l'observation des restes d'écorce en place sur les pièces de bois. À défaut, l'architecture de l'arbre, le positionnement des branches ainsi que la texture du bois ont été utilisés, au moins pour déterminer s'il s'agit d'un feuillu ou d'un résineux.

Le continuum de la décomposition du bois est ici découpé en 4 classes de dégradation. L'avancement de la décomposition sert à établir ces classes :

- Classe 1 : La mort est récente (< 2 ans), les feuilles ou aiguilles et les rameaux fins sont présents, l'écorce est adhérente.
- Classe 2 : Pièces dont la pourriture touche moins du tiers du diamètre (caries de cœur ou d'aubier). Les pièces non touchées par la pourriture mais ne présentant pas les caractères d'une mort récente sont incluses dans la classe 2.
- Classe 3 : Pièces ayant une pourriture sur un tiers à deux tiers du diamètre. Seuls les restes de grosses branches sont visibles sur le tronc.

- Classe 4 : Pièces en fin de processus de saproxylation, c'est à dire ayant plus des deux tiers du diamètre pourri, le diamètre est souvent ovalisé, la pièce ne peut supporter son poids.

Afin de s'approcher au mieux de la réalité, certaines études considèrent les troncs par portions homogènes pour l'attribution des données qualitatives et pour le cubage (Ståhl *et al.* 2001). Ici, le degré de décomposition et le type de pourriture sont appréciés globalement pour l'ensemble du tronc, chaque pièce étant rangée selon la décomposition la plus importante la touchant (en volume de bois attaqué). La classe de décomposition des pièces concerne donc tout le fragment et l'ensemble du diamètre. Par exemple, un tronc déraciné ayant la souche très décomposée mais les 15 m restants en décomposition faible sera classé comme faiblement décomposé. Nous suivons en cela la typologie du protocole COST E4 (Parviainen *et al.* 1999).

Le type de pourriture est estimé en fonction des aspects et de la couleur à l'extérieur et à l'intérieur des pièces ligneuses de sorte que les caries de cœur sont prises en compte au même titre que les pourritures de l'aubier. Les types de caries retenus sont la carie *rouge*, la carie *blanche* et la présence des deux caries simultanément et en volumes équivalents dans le fragment (caries dites *mixtes*). Le type de carie d'un fragment est attribué selon la carie dominante sur l'ensemble du volume du tronc.

La surface d'écorce est estimée globalement sur l'ensemble de la pièce ligneuse, face reposant au sol comprise, à chaque fois que cela est matériellement possible.

Le facteur à l'origine de la mort est noté (arbre mort sur pied, déraciné, cassé ou rémanent d'exploitation).

3.5. Continuité temporelle du bois mort : profil de bois mort

La continuité de l'habitat est un questionnement classique en écologie, particulièrement au regard des problématiques liées aux méta-populations (Hanski & Gilpin 1997; Hanski 1998, 1999). Les approches tentées à partir du modèle bois mort-coléoptères saproxyliques ont concerné les échelles spatiales (Schiegg 2000a, 2000b; Gibb *et al.* 2006) et historique (Stokland 2001; Sverdrup-Thygeson 2001). Nous centrerons la présente analyse sur cette seconde approche.

Une continuité historique de la présence du bois mort sur un site est un facteur essentiel de causalité de la distribution des espèces saproxyliques, notamment des plus rares (Økland 1994; Christensen & Emborg 1996; Ohlson *et al.* 1997; Schiegg 2000a; Stokland 2001; Sverdrup-Thygeson 2001; Jonsell & Nordlander 2002; Sverdrup-Thygeson 2002). Déterminer précisément la continuité du bois mort consiste à établir l'importance du recrutement du bois mort et sa vitesse décomposition, laquelle dépend essentiellement du contexte micro-climatique, de l'essence et de la taille des pièces de bois. Le problème revient donc à établir la date de la mort des arbres puis à la relier à des stades de décomposition. La nature même du bois mort rend difficile l'usage direct des techniques dendrochronologiques (les cernes se désagrégeant rapidement après le décès) ou même les techniques de datations par carbone 14, celles-ci étant précises à l'année près depuis 1960 (production de ^{14}C artificiel par les essais nucléaires atmosphériques) mais ayant une marge d'erreur supérieure aux pas de temps qui concernent le bois mort avant cette date (variance de 50 années pour les échantillons plus jeunes que 2 700 ans BP, voir <http://carbon14.univ-lyon1.fr>). L'approche la plus courante est donc indirecte par exemple par datations dendrochronologiques croisées réalisées sur les arbustes ayant poussé sur des troncs morts (voir par exemple Rouvinen & Kouki 2002).

Le profil de bois mort est conçu comme un moyen alternatif aux techniques de dendrochronologie permettant d'obtenir les informations nécessaires à l'établissement de la continuité temporelle du bois mort (Stokland 2001; Dodelin *et al.* 2004). Le principe de sa construction se base sur la durée de décomposition du bois qui s'allonge d'une part avec l'augmentation du niveau de décomposition et d'autre part avec la taille des pièces (diamètre). Ainsi, dans une forêt âgée n'ayant pas connu de perturbations importantes, l'on s'attend à trouver de plus forts volumes de bois mort à la fois dans les classes de décomposition 3 et 4 par rapport aux classes 1 et 2 mais aussi au niveau des grands diamètres par rapport aux petits diamètres (indépendamment du fait que les grands diamètres entraînent des volumes unitaires importants car ceci peut être compensé dans le profil par un nombre plus important de pièces de petits diamètres). Pour construire un profil de bois mort, le volume/ha du stock de bois mort est divisé entre des petits et des grands diamètres (limite que nous fixons ici empiriquement à 40 cm afin de correspondre au diamètre d'exploitation le plus fréquent) ainsi qu'entre des classes de décomposition allant de la plus récente (classe 1 dans notre étude) à la plus avancée (classe 4).

La lecture du profil de bois mort, mais surtout l'établissement de l'existence de lacunes en bois mort, fait intervenir des volumes seuils fixés empiriquement à 1 m³/ha pour les classes de dégradation récentes (1 et 2) et 3 m³/ha pour les autres classes de dégradation (Stokland 2001; voir la Figure 14). Si les volumes sont importants dans toutes les catégories, alors la station est considérée comme ayant une bonne continuité temporelle de bois mort. Lorsque la classe 1 est peu représentée mais que les autres catégories dépassent les seuils, la continuité est bonne avec un recrutement de bois mort frais exceptionnellement réduit durant les 2 dernières années. La comparaison de plusieurs profils de bois mort est possible entre des sites où les dynamiques de décompositions sont supposées similaires.

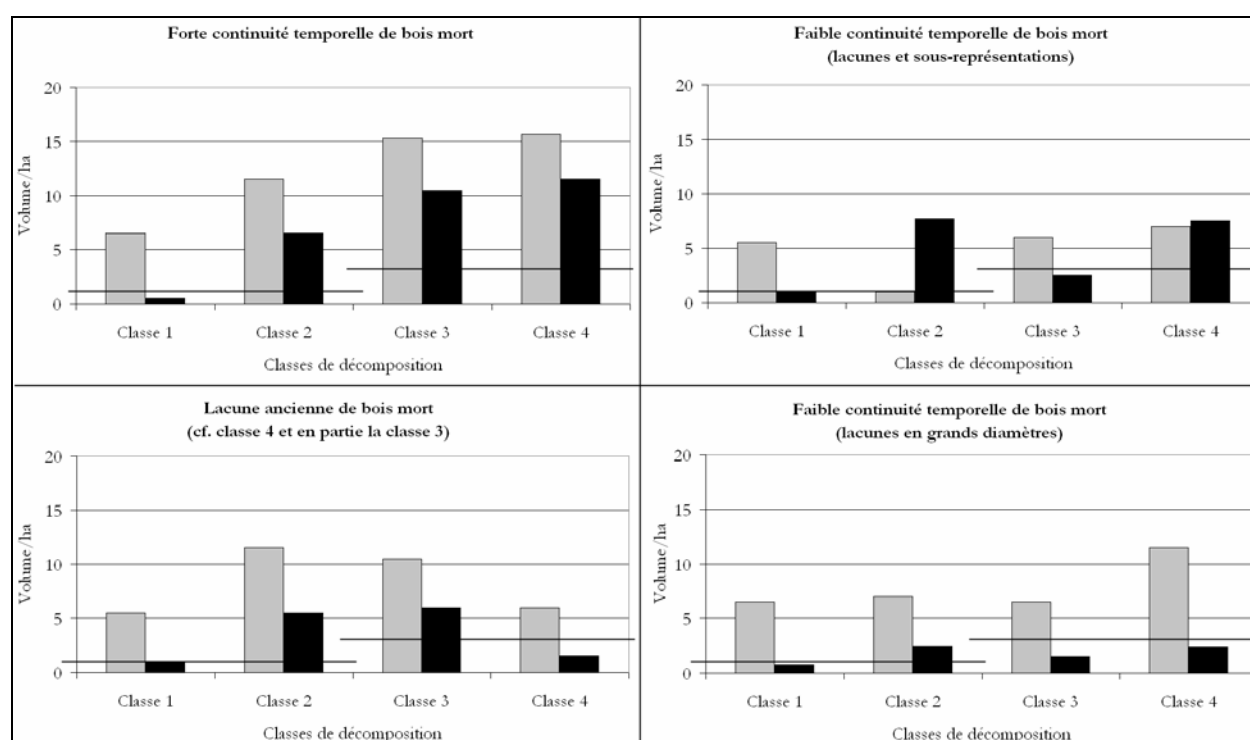


Figure 14. Profils théoriques de bois mort représentant certaines situations fréquentes. En grisé les volumes/ha pour les diamètres < 40 cm ; en noir les volumes/ha pour les diamètres > 40 cm. Les lignes horizontales sont positionnées sur les seuils théoriques de 1 m³/ha pour les classes de dégradation 1 et 2 et 3 m³/ha pour les classes 3 et 4 (Stokland 2001).

4. ÉTUDE DES COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

4.1. *Objectifs méthodologiques*

L'échantillonnage des coléoptères saproxyliques doit ouvrir la possibilité de délimiter des communautés (besoin d'une information spatialisée) et doit fournir suffisamment d'individus et d'espèces pour rendre possibles des analyses statistiques. Les paramètres que nous recherchons sont quantitatifs (richesse spécifique, abondance) mais aussi qualitatifs au travers des besoins biologiques et écologiques des espèces et du statut de rareté. Les paramètres qualitatifs s'avèrent particulièrement informatifs et complémentaires des deux premiers descripteurs évoqués (Gosselin & Laroussinie 2004; Pontégnie 2005).

4.2. *Technique d'échantillonnage*

L'étude des larves est intéressante pour documenter les biologies des coléoptères saproxyliques. Leur étude directe n'est pas envisageable à grande échelle (nombreuses espèces par exemple) car la taxonomie larvaire reste encore incomplète pour la faune de France et l'accès à des larves vivant dans des milieux solides (bois) est problématique. Des méthodes existent pourtant comme les pièges à émergence. Le principe de ces pièges est d'enfermer *in situ* les pièces de bois dans le piège qui récolte alors les insectes qui émergent des pièces. Ces techniques demandent malheureusement une logistique très importante pour leur installation et leur utilisation (Schiegg 1999; Kappes & Topp 2004; Lindhe & Lindelöw 2004). Pour les formes adultes en revanche, la connaissance taxonomique est satisfaisante pour des animaux souvent de grande taille et faciles à collecter en nombre à l'aide de systèmes qui peuvent se standardiser. La charge de travail devient acceptable en termes de récolte, d'identification et de dénombrement des individus. Le stade adulte sera donc le seul pris en compte ici.

Parmi les nombreuses méthodes d'inventaires entomologiques, certaines ont été spécialement développées pour des coléoptères du bois mort. Par exemple les pièges vitres fixés aux carpophores de champignons lignicoles ciblent spécifiquement les xylomycophages (Kaila 1993; Martikainen & Kaila 2004). Les systèmes appâtés avec un mélange de bière et de vin sucré sont efficaces lorsqu'ils sont installés à grande hauteur dans les arbres (6 à 9 m) et en climat chaud (Allemand & Aberlenc 1991) mais sont très

décevants en montagne (Dodelin, observations non publiées). Les pièges à émergence (« photo- » ou « trunk-electors ») enfermant les troncs sont très efficaces pour relater une faune à type de bois mort précis (Rauh & Schmitt 1991; Schiegg 1999; Kappes & Topp 2004). Chaque système étant adapté à une problématique ou un contexte particulier, ces techniques sont complémentaires (Basset 1985a).

Notre choix s'est porté sur un unique système de piégeage : le piège vitre à interception multidirectionnelle (piège VIM), méthode systématique assurant la capture des insectes au hasard de leurs collisions avec les vitres (aucune direction n'est favorisée dans notre cas). Les performances du piège VIM pour l'échantillonnage de la faune saproxylique ne sont plus à démontrer (Barbalat 1995; Økland 1996a; Valladares 2000; Brustel 2002; Lhoir *et al.* 2003). Le piège VIM se compose de 2 plaques de plexiglas transparent (35 x 60 cm) croisées au-dessus d'un entonnoir de 45 cm de diamètre. À la base de ce montage, se trouve un réceptacle contenant quelques gouttes d'un agent tensioactif (produit vaisselle sans parfum) additionné d'eau salée (NaCl à 10-15%) qui assurent respectivement la capture et la conservation des individus (Figure 15). L'attractif est placé le cas échéant dans un petit contenant spécial fixé en haut du piège où il est lentement diffusé par de la sciure de bois.



Figure 15. Schéma d'un piège à interception multidirectionnelle (piège VIM) attractif et piège VIM non attractif installé en hêtre (à droite).

En contexte de forêt résineuse, l'usage de composés mimant les odeurs des résineux morts tels que l'essence de térébenthine, est considéré comme un bon moyen d'augmenter les prises (aucune molécule n'est connue pour capter efficacement la faune saproxylique des feuillus). Le principal biais de cette méthode réside dans l'extrême mobilité de nombreux xylophages primaires des résineux et de leurs commensaux, très attirés par les bouquets de composés terpéniques, émis en conditions naturelles par les arbres blessés ou stressés (Chararas *et al.* 1982; Lévieux *et al.* 1984, 1985; Chararas 1986; Kohnle 1986; Hobson *et al.* 1993; Lieutier *et al.* 1997; Weslien & Schroeder 1999; Hulcr *et al.* 2006). Certains scolytes des résineux peuvent par exemple parcourir des distances de plus de 40 km (Nilssen 1984).

Nous avons choisi d'utiliser l'essence de térébenthine dans une fraction des pièges (9 sur 32) afin de ne pas bouleverser notre vision des communautés. Les pièges attractifs sont toujours placés aux cotés de non-attractifs. Cela concerne les forêts des Écouges (5 pièges attractifs sur 10) et de Méolans (4 pièges attractifs sur 9). L'influence de l'attractif sera pris en compte dans nos analyses.

Trente deux pièges ont été répartis entre les 4 forêts avec un minimum de 2 pièges par station (voir les cartes des pièges en annexe). Les pièges MS1, MT7, MS8, RS7 et RS8, initialement placés selon le protocole commun, ont finalement été écartés de l'analyse car leur situation s'est révélée trop éloignée des stations homogènes. Les pièges sont placés au centre d'unités forestières homogènes sur un rayon d'au moins 200 m autour du piège en termes de bois mort, de structure forestière et de type forestier. Les pièges sont fixés à hauteur d'homme sur des arbres sains. Un positionnement directement sur un tronc mort entraîne en effet un biais de capture important du fait de l'attractivité de la pièce de bois elle-même (Siitonen 1994; Økland 1996a).

Les contenus des pièges sont prélevés et les liquides renouvelés, tous les 15 jours. Ce délai est un compromis acceptable entre la réduction des déplacements et la conservation des individus piégés. En fin de saison, il fut augmenté (faible densité et activité des individus). Chaque période de piégeage couvre la saison de pleine activité de la très large majorité des espèces.

Tableau 10. Calendrier des piégeages.

	Pose	Retrait	Nombre de jours
Écouges	23/06/2004	16/11/2004	146
Charmette	19/06/2003	03/09/2003	76
Méolans	13/05/2004	08/09/2004	118
Rhonne	18/06/2003	23/10/2003	127

4.3. *Tri, identification et nomenclature*

Les individus récoltés sont répertoriés par piège et par date de prélèvement puis tout les prélèvements correspondant à un piège sont additionnés. Chaque relevé est conservé séparément en alcool à 90°. Chaque spécimen est comptabilisé et identifié à l'espèce s'il appartient aux taxons retenus pour l'analyse. L'identification des espèces se base sur la littérature spécialisée et pour certains groupes, sur les expertises de De Laclos (Anobiidae et ancienne famille des Scolytidae), Micas (certains Buprestidae, Cerambycidae et Cleridae de Méolans) et Komeza (Curculionidae *Acalles* au sens large). Dans les familles de taxonomie délicate, seuls les genres les plus abondants ont été pris en compte. C'est le cas pour les Curculionidae (*Acalles*, *Dryophthorus*, *Hylobius*, *Pissodes*, *Onyxacalles*, *Rhyncholus*) et les Nitidulidae (*Cyllodes*, *Cychramus*, *Glischrochilus*, *Pityophagus*, *Pocadius*). Le genre *Cis* (Cisiidae) est divisé entre *C. boleti* (Scopoli) et les autres *Cis*. Pour les Corticariidae, nous avons considéré séparément le très abondant *Enicmus testaceus* (Stephens) et les autres *Enicmus* ; *Cartodere nodifer* (Westwood) et les autres *Cartodere* ; et enfin, les autres Corticariidae.

La nomenclature utilisée suit la liste taxonomique de Gustafsson (2003). Nous l'avons complétée sur la base des références les plus récentes pour les espèces absentes de cette liste, notamment pour les Cerambycidae dont la nomenclature suit celle de Brustel *et al.* (2002). L'usage de la famille des Scolytidae (terme récemment relégué en sous-famille des Curculionidae) a été maintenu ici pour rendre la discussion plus claire, les scolytes étant particulièrement importants dans nos résultats.

Les noms des espèces et des taxons sont abrégés sous la forme « F.Genr.espe » pour la famille (première lettre) suivie du genre (4 premières lettres) et de l'espèce (idem). Le programme Canoco n'étant pas compatible avec cette notation, nous avons

utilisé dans ce cas les 4 premières lettres du genre suivies d'un espace puis des 3 premières lettres de l'espèce.

4.4. *Renseignement des biologies et écologies des espèces*

Indiquons tout d'abord que les écologies et biologies données pour les espèces saproxyliques se rapportent ici aux larves, écophases entretenant de manière obligatoire un lien avec le bois mort, les adultes pouvant être liés ou non au bois mort. Ces informations proviennent de préférence de la Nordic Database, une base de données construite par le groupe de travail international dont nous faisons partie et qui est coordonné par Stokland (Dahlberg & Stokland 2004). Cette base reprend la plupart des références de la littérature entomologique du nord de l'Europe (notamment : Saalas 1917; Saalas 1923; Palm 1951, 1959; Lekander *et al.* 1977; Bense 1995; Ehnström & Axelsson 2002), ainsi que les expertises des spécialistes norvégiens, suédois et finlandais. Elle documente les biologies et les écologies de 1 257 coléoptères de Fennoscandie dont un grand nombre se retrouve dans les milieux de montagne étudiés ici. Nous l'avons enrichie de toutes les références nécessaires (plus de 150, voir l'Encart 2) lorsqu'elle s'est avérée incomplète pour certains éléments de la faune dont il est question dans notre étude.

Pour qualifier les biologies des espèces, nous utiliserons des groupes correspondant à la définition classiquement admise de la *guilde* : *petit groupe d'espèces généralement affines se partageant une même ressource importante du milieu* (Blondel 1995, 2003; Andrew & Huges 2004). L'un des problèmes qui se pose lorsque l'on souhaite distribuer précisément des espèces dans des guildes, est la multiplicité des habitats exploités par certaines espèces (Haila 1994). Il est par exemple des prédateurs pouvant se retrouver aussi bien dans les troncs morts que dans l'humus. Pour pallier à cela, nous avons retenu les seules espèces saproxyliques obligatoires et des guildes relativement « larges ».

Encart 2. Principales références utilisées pour l'identification des coléoptères saproxyliques et la documentation de leurs biologies et écologies.

Articles et livres :			
Aberlenc 1987	Callot 1998	Español 1992	Martin 1989
Aberlenc 1996	Callot 2001	Fauvel 1885	Matt & Callot 2001
Allemand 1993	Cecchi & Bartolozzi 1997	Franc 2002	Nikitsky & Schigel 2004
Allemand <i>et al.</i> 1999	Dajoz 1960a	Freeman <i>et al.</i> 2003	Palm 1951
Anonyme 1991	Dajoz 1960b	Freude <i>et al.</i> 1967	Palm 1959
Ardoïn 1958	Dajoz 1960c	Heliövaara <i>et al.</i> 2004	Paulian & Baraud 1982
Audisio 1993	Dajoz 1962	Hoffman 1947	Peacock 1993
Balachowsky 1949	Dajoz 1965a	Hoffman 1950	Platia 1994
Balazuc 1984	Dajoz 1965b	Hoffman 1954a	Rehfous 1955
Barthe 1928a	Dajoz 1966	Hoffman 1954b	Rogé 1992
Barthe 1928b	Dajoz 1977	Houlbert & Barthe 1934	Saalas 1917
Benick 1952	Dajoz 1985	Iablokoff 1943	Saalas 1923
Bense 1995	De Laclos <i>et al.</i> 2003	Iablokoff-Khznorian 1985	Sainte-Claire Deville 1935-1938
Bonnamour 1927-1934	Dodelin 2004a	Jonsell 1998	Schaefer 1949
Bouyon <i>et al.</i> 1999	Dodelin 2004b	Köhler 2000	Schaefer 1949
Brustel 2002	Dodelin 2005	Laibner 2000	Scherf 1999
Brustel <i>et al.</i> 2004	Dodelin <i>et al.</i> 2005	Lekander <i>et al.</i> 1977	Schott 1994
Callot & Schott 1991	Dubois & Fauvel 1884	Leseigneur 1972	Vienna 1980
Callot 1995	Ehnström & Axelsson 2002	Leseigneur 1978	Villiers 1978
Bases de données :			
Nordic Database, données personnelles, Schmidl & Bussler 2004.			

Les espèces ont été classées en 5 groupes trophiques (GT-) : *xylophages*, *saproxylophages*, *mycophages*, *détritiphages* ou *zoophages* (voir les définitions de ces termes au § 2.4 p. 17). Nous utiliserons une seconde classification relative à l'essence hôte (ESS-). Ces guildes rassemblent des espèces vivant soit sur les *résineux*, soit sur les *feuillus*, soit enfin les espèces *indifférentes*. Il aurait évidemment été intéressant d'aller plus loin dans le détail de ces groupements qui ne correspondent que partiellement à l'habitat larvaire (au sens des éléments du biotope utilisés par la larve pour ses activités biologiques). L'habitat d'une larve saproxylique n'est pas en effet le stock de bois mort mais une pièce de bois mort ou même un volume particulier de cette pièce, un type de carpophore etc. Mais, c'est un fait, il n'est pas possible actuellement de documenter plus en détail toutes les écologies des 198 d'espèces qui composent notre échantillon !

L'exigence biologique (EXIGEBIO) de chaque espèce est scindée en 3 catégories :

0 : Espèces ubiquistes utilisant une large gamme de types de bois morts.

1 : Espèces exigeantes en termes d'habitat.

2 : Espèces euryèces, typiquement dépendantes d'une interface avec le bois mort (xylomycophages ou prédateurs par exemple) ou de bois morts particuliers comme les pièces de grands diamètres, les essences rares

4.5. *Renseignement du statut de rareté des espèces*

L'une des questions basiques de la biologie de la conservation est de savoir si les espèces rares ont des exigences particulières qui obligerait par exemple à différencier leur mode de gestion de celui d'espèces plus banales. Pour définir le statut de rareté, il n'existe pas de liste rouge française des coléoptères saproxyliques et les listes d'insectes protégés ne contiennent pas d'informations de rareté. Ce statut de rareté résulte du croisement entre la dispersion géographique et l'abondance sur quoi se greffe des niveau d'exigences biologiques et écologiques.

Nous avons établi les scores de rareté au sein de notre échantillon d'après les listes de Brustel (1998; 2002), complétées et corrigées le cas-échéant pour les taxons dont le statut de rareté manque ou est erroné pour les Alpes. Nous avons également tenu compte des coléoptères saproxyliques de la liste rouge allemande pour ajuster certains cas (Geiser 1998). Les statuts (scores) de rareté employés sont les suivants :

0 : Espèces communes, largement distribuées, faciles à observer sans modes d'échantillonnages particuliers, souvent pionnières dans le continuum de désorganisation ;

1 : Espèces peu communes, rarement abondantes, difficiles à observer, souvent ayant besoin d'un bois transformé par d'autres organismes ;

2 : Espèces rares, localisées, rarement observées, nécessitant des échantillonnages spécifiques.

4.6. *Indices écologiques*

Trois indices écologiques ont été choisis pour décrire les peuplements (Whittaker 1972; Ramade 2003) :

- **Indice de dominance.** $D = 1 - \text{indice de Simpson} = \sum (n_i/n)^2$ avec n_i l'abondance du taxon i et n le nombre de taxons. Sa valeur varie de 0 à 1, le maximum étant atteint lorsqu'un seul taxon est ultra-dominant.
- **Indice de Shannon.** Cet indice est une mesure de l'entropie combinant les nombres de taxons et d'individus. Il varie de 0 (communauté à un taxon) à des valeurs plus élevées selon le nombre de taxons et leurs abondances. $H = - \sum (n_i/n) \cdot \ln(n_i/n)$ avec n_i l'abondance du taxon i et n le nombre de taxons.
- **L'indice d'équitabilité**, qui est l'indice de Shannon divisé par le logarithme du nombre de taxons. Il est une mesure de l'uniformité de la répartition des individus entre les taxons. Bien que partiellement corrélé à la richesse taxonomique, il apporte une information complémentaire qui ne doit pas être négligée (Whittaker 1972).

5. VARIABLES

Notre jeu complet de variables regroupe des variables de contexte (liées à la forêt et à la station, l'année d'étude est incluse dans ce groupe), environnementales quantitatives et qualitatives (liées au stock de bois mort) et faunistiques (liées aux espèces). Ces variables sont détaillées dans les tableaux ci-dessous.

Les caractères des fragments de bois mort sont relevés sous une forme binaire, exception faite des dimensions. Lorsqu'il s'agira de caractériser les stations, les nombres de fragments de chaque catégorie seront rapportés à l'hectare. Les analyses se baseront sur les nombres à l'hectare ou sur ces données transformées par la méthode d'Hellinger (*cf. infra*). Il en va de même pour les données entomologiques qui sont initialement des nombres d'insectes par pièges.

Tableau 11. Variables contextuelles.

Paramètre	Variable	Description de la variable
Secteur géographique	GEOGR	Forêt des Préalpes calcaires, acides ou des Alpes internes
Type forestier	TYPFORET	Essence dominante (feuillu, mixte, résineux)
Pièges	ATTRAC	Présence ou non d'un attractif dans les pièges
Ouverture	FORFERME	Peuplement ouvert ou fermé
Continuité du bois mort	CONTINU	Continuité temporelle du bois mort (forte ou faible)
Année	ANNEE	Relevés de 2003 ou 2004

Tableau 12. Caractères relevés lors de l'inventaire des bois morts et variables environnementales.

Paramètre	Variable	Description de la variable
Dimensions	D1, D2, L ou H	Dimensions des fragments (m)
Origine de la mort	ORI-ANTH	Mort liée aux activités anthropiques (rémanents)
	ORI-NATUR	Mort naturelle (bois cassé, mort sur pied ou déraciné)
	ORI-INDET	Mort d'origine indéterminée
Surface d'écorce	ECOR75-100	Fragments ayant 75% et plus d'écorce
	ECOR50-74	Fragments ayant entre 50% et moins de 75% d'écorce
	ECOR25-49	Fragments ayant entre 25% et moins de 50% d'écorce
	ECOR0-24	Fragments ayant moins de 25% d'écorce
Décomposition	CLASSE1	Bois en classe de décomposition 1
	CLASSE2	Bois en classe de décomposition 2
	CLASSE3	Bois en classe de décomposition 3
	CLASSE4	Bois en classe de décomposition 4
Type de pourriture	POUR-BLANCH	Bois ayant une carie dominante blanche
	POUR-INDET	Bois ayant une carie dominante indéterminée
	POUR-MIXT	Bois ayant une carie co-dominée (blanche et rouge)
	POUR-ROUG	Bois ayant une carie dominante rouge
	POUR-SANS	Bois non carié
Essence	ESS-FEULL	Bois mort de feuillu
	ESS-RESIN	Bois mort de résineux
Type de pièce	TYP-DEBOUT	Arbre mort debout
	TYP-SOLREP	Pièce reposant au sol
	TYP-SOLSUR	Pièce au sol surélevée
	TYP-SOUCHE	Souche
Position au sol	SOLELOIGNE	= TYP-DEBOUT + TYP-SOLSUR
	SOLCONTACT	= TYP-SOLREP + TYP-SOUCHE
Volume total	VTOT	Volume total de bois mort par hectare
Nombre total	NTOT	Nombre total d'éléments par hectare
Catégories de diamètres	D10-29	Fragments à Dmax ≥ 10 cm et < 30 cm. Les 6 pièces de Dmax compris 7,5 cm et < 10 cm ont été incluses dans cette classe
	D30-49	Idem ci-dessus pour Dmax ≥ 30 cm et < 50 cm.
	[...]	[...]
	D130-149	Idem ci-dessus pour Dmax ≥ 130 cm et < 150 cm.
Diversité des dimensions	RICHDIAM	Nombre de classes de Dmax d'un pas de 20 cm depuis 10 cm jusqu'à 150 cm. Total de 7 classes. Les 6 pièces de Dmax compris 7,5 cm et < 10 cm ont été incluses dans la classe 10-29

Tableau 13. Caractères des pièges et des espèces et variables faunistiques.

Paramètre	Variable	Description de la variable
Quantitatif	ABOND	Individus piégés (Nb/piège)
	RICHTAX	Taxons piégés (Nb/piège)
Indices synthétiques	DOMINANCE	Indice de dominance
	SHANNON	Indice de Shannon
	EQUITABILITY	Indice d'équitabilité
Statut de rareté	RARE-0	Taxons de rareté 0 (commun dans les Alpes) (Nb/piège)
	RARE-1	Taxons de rareté 1 (peu commun dans les Alpes) (Nb/piège)
	RARE-2	Taxons de rareté 2 (rares dans les Alpes) (Nb/piège)
	RARE-?	Taxons de rareté indéterminée dans les Alpes (Nb/piège)
Exigence biologique	EXIGBIO-0	Taxons ubiquistes (Nb/piège)
	EXIGBIO-1	Taxons exigeants (Nb/piège)
	EXIGBIO-2	Taxons sténoèces (Nb/piège)
Groupe trophique	GT-DETRIT	Taxons détritivores (Nb/piège)
	GT-?	Taxons à groupe trophique indéterminé (Nb/piège)
	GT-MYCO	Taxons détritivores (Nb/piège)
	GT-SAPRO	Taxons détritivores (Nb/piège)
	GT-XYLO	Taxons détritivores (Nb/piège)
	GT-ZOOPH	Taxons détritivores (Nb/piège)
Groupe essence hôte	EH-FEUILLE	Taxons se développant sur feuillus (Nb/piège)
	EH-?	Essence hôte indéterminée (Nb/piège)
	EH-MIXT	Taxons se développant indifféremment sur feuillus ou résineux (Nb/piège)
	EH-RESIN	Taxons se développant sur résineux (Nb/piège)

6. MÉTHODES STATISTIQUES

6.1. Stratégie analytique

Des jeux de variables initiales (variables environnementales et faunistiques), nous avons tout d'abord dégagé des variables synthétiques dont certaines viennent compléter les variables de contexte (continuité du bois mort par exemple). Les variables synthétiques et de contexte ont été confrontées de manière à explorer les grandes structures des échantillons de coléoptères saproxyliques et à situer les espèces dans leur matrice environnementale.

Chaque jeu de variables initiales est utilisé seul (analyses non contraintes) pour rechercher les similitudes entre les distributions spécifiques (caractérisation des communautés), puis les similitudes entre les caractères des bois morts (analyse des gradients définis par les stocks de bois mort). Leur confrontation (analyses contraintes)

permet ensuite de dégager les principaux facteurs environnementaux sous-tendant à la distribution des espèces. Les variables de contexte sont alors utilisées comme co-variables.

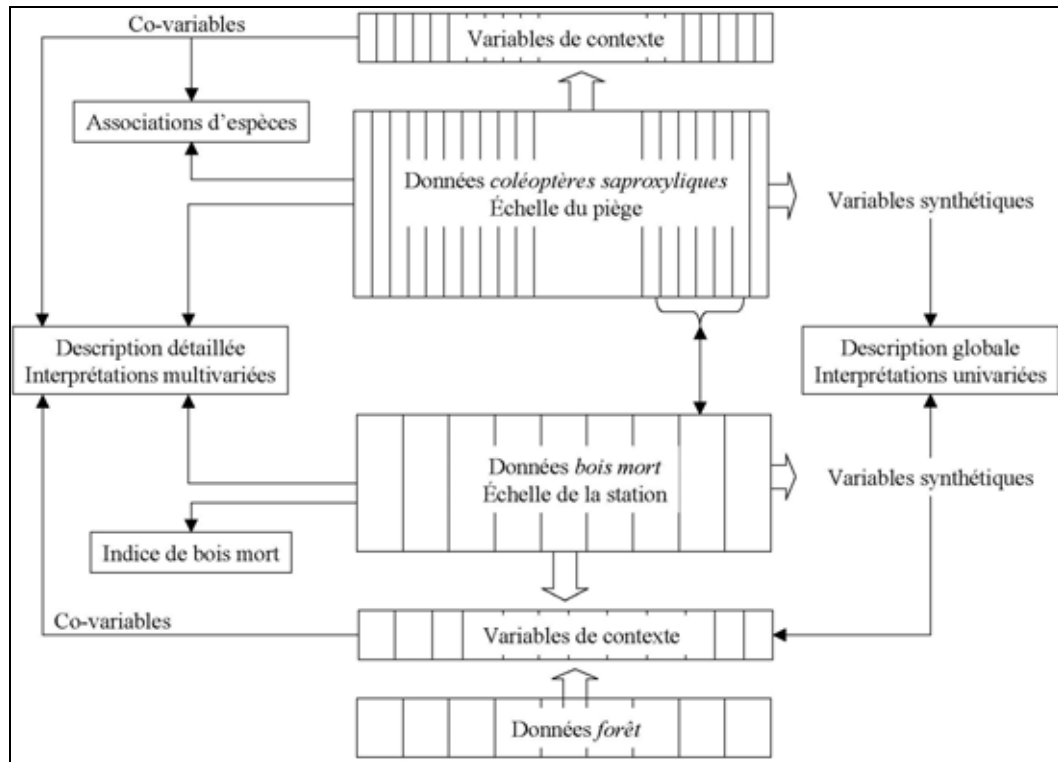


Figure 16. Schéma analytique suivi dans ce travail.

6.2. Analyses statistiques

Les abondances des taxons et les variables environnementales sont modifiées par la transformation d'Hellinger (Legendre & Gallagher 2001; Legendre 2005). Cette technique vise à réduire le poids des espèces rares de l'échantillon. Elle consiste dans un premier temps à exprimer chaque abondance par sa proportion du total collecté pour chaque piège puis à prendre la racine carrée de cette proportion. Dans le cas des variables environnementales, les proportions concernent chaque typologie, par exemple les variables d'origines de la mort (ORI-ANTH, ORI-NATUR et ORI-INDET), sont rapportées au nombre de pièces de la station, idem pour les variables donnant l'essence (ESS-FEUILLE et ESS-RESIN), etc. La transformation d'Hellinger permet de rendre les distances Euclidiennes sur données non transformées équivalentes aux distances d'Hellinger sur données transformées (Legendre 2005). La transformation par racine carrée sert à réduire les écarts entre les sur- et sous-représentations de l'échantillon. La

transformation d'Hellinger donne de très bons résultats en analyse multivariée contrainte utilisant la distance Euclidienne (Redundancy Analysis : RDA) (Borcard *com. pers.* 2006). Sauf mention dans le texte, les analyses concernent des données transformées.

L'indice de similarité de Bray-Curtis (IS) est utilisé pour mesurer la similarité taxonomique entre sites considérés deux à deux. Il est calculé selon la formule : $IS = (b+c)/(2a+b+c)$ avec a le nombre de taxons communs, b et c les nombres de taxons présents seulement dans l'un des sites. Il est également employé par l'ANOSIM et la construction des dendrogrammes (*cf. infra*).

Les relations univariées ont été explorées au moyen du test de corrélation non-paramétrique de Spearman pour les variables ne suivant pas la loi normale et les variables non transformées, et du test de Pearson pour les variables suivant la loi normale et les variables transformées par la méthode d'Hellinger. La technique de la régression (linéaire ou logarithmique) a été utilisée pour modéliser les liens entre variables (non transformées). Une régression linéaire pas-à-pas (stepwise regression with forward selection) a permis de réduire le nombre de variables environnementales explicatives au profit de celles expliquant le plus de variance, tout en conservant une part maximale de la variation. La valeur pour entrer a été fixée à $\alpha = 0,75$. Parmi les variables participant le plus à la variance totale, celles dont la contribution est significative au seuil de 0,05 ont été retenues.

Les analyses de variance (one-way ANOVA) ont été réalisées à l'aide du test F pour les variables suivant la loi normale et à l'aide des tests U de Wilcoxon-Mann-Whitney (2 variables) et H de Kruskal-Wallis (plus de 2 variables) pour les variables ne suivant pas la loi normale (Frontier *et al.* 2001). Le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn est utilisé en complément du test H pour déterminer les configurations significatives.

À l'échelle des forêts, les similarités entre variables faunistiques ont été déterminées à l'aide de la méthode d'analyse de similarités (analysis of similarities : ANOSIM) (Clarke 1993; Legendre & Legendre 1998). ANOSIM est une procédure de permutations non-paramétriques (ici 999 permutations), appliquée sur des matrices de rangs d'indices de similarités (ici de Bray-Curtis). Elle rend compte des dissimilarités inter-groupes à l'aide d'une statistique R dont la valeur est comprise entre 0 et 1 (maximum de dissimilarité). Cette méthode a été employée à l'échelle des 4 forêts pour chaque combinaison de 2 forêt. Une correction de Bonferroni a été appliquée de

manière à limiter le risque d'erreurs de type I (Zar 1999). Cette correction divise le seuil de signification désiré par le nombre de comparaisons indépendantes, abaissant de fait la valeur de la probabilité à atteindre pour que le test soit significatif au seuil désiré.

Les similarités entre variables (faunistiques ou environnementales de typologie du bois mort) ont été recherchées par analyse des correspondances (correspondance analysis : CA) et par dendrogramme (cluster anaysis). Les dendrogrammes sont construits avec la distance moyenne entre les groupes non pondérés (unweighted paired group : UPGMA). Une procédure de raréfaction (bootstrapping, *cf.* Saporta 2006) de 999 réplicats donne la proportion de réplicats qui valident chaque nœud du cluster. La métrique de Bray-Curtis a été préférée pour son indépendance vis-à-vis de l'échelle spatiale et des absences conjointes (van Rensburg *et al.* 2000; Davis *et al.* 2003). De plus, cette distance a donné dans notre contexte, de meilleurs résultats que d'autres métriques (Euclidienne, Simpson ou Corrélation par exemple).

Une analyse en composantes principales (principal components analysis : PCA) fut effectuée sur les variables environnementales en vue de dégager les variables les plus importantes et de valider les relations (corrélations, régressions) obtenues entre ces variables. La PCA est une méthode d'analyse non contrainte basée sur la distance euclidienne et en cela adaptée aux gradients courts (peu de zéros) des variables environnementales (Ter Braak & Prentice 1988; Legendre & Legendre 1998).

La réduction du nombre de facteurs explicatifs ainsi que l'établissement des relations entre les variables faunistiques, environnementales et contextuelles (analyse contrainte) ont été effectuées au moyen d'une analyse de redondance (RDA) et d'une analyse canonique des correspondances (canonical correspondence analysis, CCA) (Lebart *et al.* 2006; Saporta 2006). La transformation d'Hellinger permet de travailler avec la distance euclidienne, préservée par la RDA, ce qui donne des résultats plus satisfaisants (Legendre & Gallagher 2001; Brocard com. pers. 2006). CA et CCA utilisent la distance du Ki^2 adaptée aux gradients longs des variables faunistiques (beaucoup de zéros). Toutefois, la CCA donne un très fort poids aux espèces rares. La CCA avec correction de « l'effet d'arche » (detrended canonical correspondence analysis : DCCA), qui se produit lorsque les principaux axes factoriels sont inter-corrélés, est intéressante d'un point de vue analytique (Hill & Gauch 1980) mais reste très critiquable sur son principe mathématique (la structure en arche est remplacée par

des structures en polynômes et l'axe 1 est segmenté) et n'a pas été retenue ici (voir les exemples donnés par le pôle de recherche en statistique de l'université de Lyon 1 : <http://pbil.univ-lyon1.fr/R/enseignement.html>; Peet *et al.* 1988; Jackson & Somers 1991). Les variables pertinentes dans la RDA et la CCA ont été manuellement retenues par sélection progressive (forward selection subroutine) et validées par le test de Monte-Carlo (999 permutations dans l'espace défini par la co-variable GEOGR). En plus du site (GEOGR), nous avons utilisé comme co-variable la présence ou non d'un attractif (ATTRAC). Seuls les taxons dont les scores dans les CCA et RDA sont supérieurs à 25% du score maximal ont été représentés (tous les taxons sont inclus dans l'analyse).

La recherche des associations d'espèces est l'un des problèmes classiques en écologie des communautés. Ici, les proximités entre taxons ont été explorées à l'aide de la procédure Kendall W . Ce programme calcule à l'aide de la statistique W de Kendall, un test de degré d'association entre des taxons. Le programme teste également la contribution individuelle des taxons à la statistique W globale (Legendre 2005). Le test global, de même que les tests *a posteriori* sont réalisés par permutations. Dans le cas des recherches d'associations par forêts, le chiffre de 999 permutations a été retenu car donnant des résultats satisfaisants. Pour l'analyse regroupant l'ensemble des sites, 9999 permutations ont été employées pour accentuer les écarts entre les probabilités individuelles et ainsi mieux asseoir la décision de retenir dans l'association les taxons à probabilités « limites » (p proche de 0,05). L'analyse, d'abord effectuée sur l'ensemble des taxons, délimite une première association. Les représentants de ce groupe sont éliminés de la seconde analyse qui donne alors le second groupe, lui-même éliminé de la troisième analyse. Cette procédure est renouvelée tant qu'une nouvelle association peut être mise en évidence.

Les groupements non hiérarchiques ont été construits par la méthode du K -means. Le principe des moindres carrés permet de scinder les objets en K groupes par déplacement, à chaque itération, de K centroïdes prédéfinis. Ce recentrage vise à minimiser la distance entre les points et leur centroïde de référence (Saporta 2006). Initialement, les centres des clusters sont placés aléatoirement (test de 99 positions initiales aléatoires différentes). Les valeurs de K testées vont de 2 à 20. Le choix de la meilleure valeur de K , pour laquelle les groupes sont les plus compacts, se porte lorsque

le critère de Calinski-Harabasz et maximal (Legendre 2001). Le calcul de ce critère est intégré au logiciel. La distance d'Hellinger a été utilisée pour le classement.

Les logiciels employés sont : PAST 1.44 (Hammer *et al.* 2001, 2006), Statview 5.0, Minitab 14.1, Canoco 4.5, Kendall_ W (Legendre 2004) et K-means2 (Legendre 2001).

7. EFFET ANNÉE ET SECTEUR GÉOGRAPHIQUE

Pour des raisons matérielles, toutes les forêts n'ont pas été échantillonnées la même année mais les insectes et le bois morts ont été étudiés la même année en un même site. Nos données issues d'années différentes sont-elles malgré-tout comparables ? La question se pose particulièrement pour les insectes, dont les populations peuvent être sujettes à des variations annuelles, nous reviendrons sur ces aspects.

Les effets année et secteur géographique sont indissociables dans deux cas (Rhonne et Méolans) tandis qu'il se trouve deux pseudo-réplicats (Charmette et Écouges) situés dans le secteur géographique des Alpes externes calcaires (Tableau 14).

Tableau 14. Répartition des forêts étudiées selon l'année et le secteur géographique.

Années	2003	2004
Alpes externes acides	Rhonne	–
Alpes externes calcaires	Charmette	Écouges
Alpes internes	–	Méolans

Martikainen et Kaila (2004) ont établi après 10 années de piégeages au sein des mêmes sites non perturbés (réplications annuelles), que les coléoptères saproxyliques abondants maintiennent leurs effectifs à des densités sensiblement similaires d'une année sur l'autre. En revanche, les espèces les plus rares fluctuent notablement (abondance et richesse spécifique). Notons que dans cette étude, les espèces rares n'ont pas toutes un lien avec l'habitat échantillonné (pièges vitres sur des carpophores de *Fomes fomentarius* (L.: Fries) Fries) et qu'en conséquence leur capture est liée au hasard. Barbalat (1998) a montré que la variance expliquée par l'année de piégeage ne représentait que 3,4% de la variance totale de son échantillon et conclut à la stabilité des populations de coléoptères saproxyliques sur deux années consécutives ce qui rejoint l'avis de Pontégny (2005) à propos de pseudo-réplications de Carabidae et Staphylinidae

terricoles forestiers. Dans le cas de Diptères saproxyliques enfin, il existe bien un lien entre les conditions climatiques (pluviosité, températures hivernales) et les insectes, mais les variations inter-annuelles affectent les niveaux d'abondances tandis que la richesse taxonomique fluctue très peu (Hövmeyer & Schauermann 2003).

L'opportunité de comparer nos deux pseudo-réplicats va en conséquence dépendre fortement de leurs similitudes en terme d'abondance. L'indice de similarité de Bray-Curtis calculé entre les faunes observées à la Charmette et aux Écouges vaut 0,585. Les indices biologiques et des variables quantitatives confirment cet écart de richesse taxonomique et ajoutent un second écart au niveau de l'abondance (ces différences sont en faveur du site des Écouges, cf. Figure 17). En revanche, il faut noter que la dominance et l'équitabilité sont semblables avec une variance plus forte pour les pièges des Écouges.

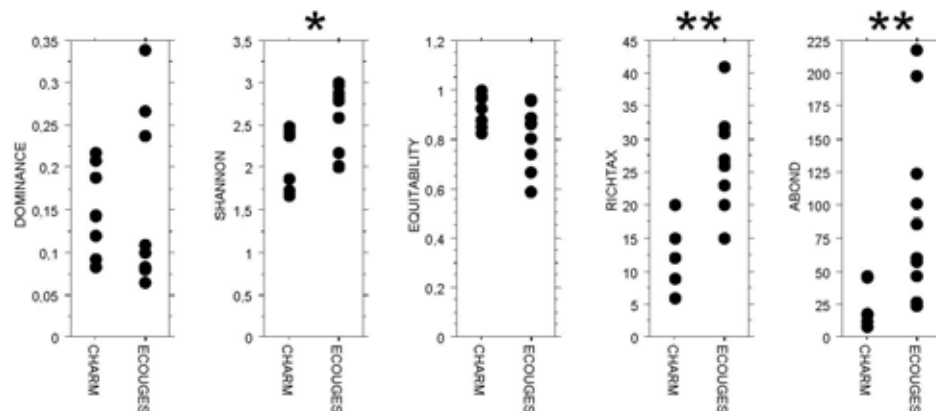


Figure 17. Indices biologiques et variables quantitatives des pièges de la Charmette et des Écouges. Les résultats significatifs du test U de Mann-Whitney sont indiqués par * $p < 0,05$ et ** $p < 0,01$.

L'analyse des correspondances (CA) réalisée entre les stations (abondances des espèces non transformées) montre que la plupart des pièges des deux forêts ont des compositions fortement similaires (Figure 18 et Figure 19).

Seul *Ptilinus pectinicornis* (Linnaeus) éloigne particulièrement la position des pièges E3S, E4S et E4T de l'origine, tandis que C2S est éloigné par *Ampedus aethiops* (Lacordaire). Ces deux espèces sont présentes dans chacun des sites mais sont très fortement représentées dans les pièges qu'elles influencent dans la CA. Leurs régimes larvaires sont : xylophage dans les bois secs de hêtre pour *P. pectinicornis* tandis qu'*A. aethiops* est prédateur dans les caries rouges de résineux. Les relations qu'elles entretiennent avec la météorologie nous sont inconnues ce qui ne permet pas de résoudre le problème posé par les deux pseudo-réplicats.

Les éventuels effets inter-annuels entre nos pseudo-réplicats se situeraient d'après les résultats ci-dessus, principalement au niveau des richesses taxonomiques et de l'abondance. La dominance et l'équitabilité restent semblables confirmant qu'il s'agira bien, pour comparer ces pseudo-réplicats, de s'affranchir du mieux possible du paramètre abondance.

Une solution adaptée pour comparer des pseudo-réplicats est de travailler sur des données de type présence/absence (Pontégnie 2005). Nous suivrons le même principe d'une transformation des données visant à réduire les écarts d'abondances au sein des échantillons mais sans pour autant les éliminer comme cela est le cas avec la transformation en présence/absence. Il n'est pas non plus satisfaisant d'exclure les espèces les moins représentées (Martikainen & Kaila 2004), la portée de l'étude se trouvant alors réduite d'autant. La transformation des abondances par la méthode d'Hellinger a été retenue pour pallier ces deux problèmes tout en se libérant des problèmes causés par les pseudo-réplicats (*cf. supra*).

Communautés de coléoptères saproxyliques

Assemblages taxonomiques et taxons caractéristiques



Phloeosticus denticollis Redtenbacher, 1842 (Phloeostichidae) est l'un des coléoptères saproxyliques les plus rares. Nos piégeages ont permis de découvrir le 5^{ème} individu et la 5^{ème} station française. Cette espèce est caractéristique de la hêtraie érable sèche (Dodelin 2005).

1. OBJECTIFS

Le premier objectif de cette série d'analyse est de délimiter des associations d'espèces à plusieurs échelles spatiales (Cancela da Fonseca 1991). Ces associations sont supposées exister à grande échelle au sein des forêts dont chacune posséderait une communauté lui étant propre en partie (échelle inter-forestière). Il s'agira ensuite de ce placer à l'échelle plus réduite du piège (échelle intra-forestière) afin de détailler un peu plus les structures observées à grande échelle.

2. APPROCHE UTILISÉE

Dans un premier temps, les associations d'espèces ont été recherchées à l'échelle des forêts, c'est à dire en considérant l'ensemble des stations au moyen d'une analyse des correspondances (CA) et de la procédure Kendall W . Les similitudes entre paires de forêts ont ensuite été mesurées par ANOSIM et analysées par CA. L'existence de groupes de taxons relativement bien caractérisés au sein de chacune des forêts a ensuite validé l'intérêt de détailler les associations au sein de chaque forêt. Ce détail est donné par de nouvelles CA et analyses Kendall W ainsi que par des classifications hiérarchiques (dendrogramme utilisant la distance de Bray-Curtis) et non hiérarchiques (K -means avec distance d'Hellinger) effectués sur les données de chacune des forêts. L'usage de l'attractif est pris en compte (co-variable) dans les deux CA réalisées sur les données des Écouges et de Méolans ainsi qu'à l'échelle des 4 forêts où il est complété par la co-variable GEOGR. Les données faunistiques utilisées sont transformées par la méthode Hellinger (l'utilisation de la distance Euclidienne avec des données transformées par la méthode d'Hellinger dans le logiciel K -means2, revient finalement à travailler avec la distance d'Hellinger).

3. RÉSULTATS

3.1. Données faunistiques

L'échantillon de coléoptères saproxylique représente 198 taxons (soit presque autant d'espèces) pour 3 483 individus (Tableau 15).

Tableau 15. Données faunistiques présentées à l'échelle de chaque forêt.

Forêts	Forêts		Pièges		
	Richesse taxonomique	Abondance	Nombre de pièges	Gamme de richesse taxonomique	Gamme d'abondance
Charmette	47	160	7	6-20	8-47
Écouges	88	942	10	15-41	24-218
Méolans	110	1842	9	19-49	27-912
Rhonne	78	557	6	16-41	38-165

Les cinq espèces les plus abondantes représentent 42% de l'abondance totale soit 1 447 individus. Ce sont : *Trypodendron lineatum* (Olivier) (Scolytinae) avec 427 individus piégés (12% du total), *Ptilinus pectinicornis* (Linnaeus) (Anobiidae) (326 individus, 9%), *Hylurgops palliatus* (Gyllenhal) et *Hylastes ater* (Fabricius) (Scolytidae) (respectivement 323 individus pour 9% et 224 individus pour 6%) et enfin *Enicmus testaceus* (Stephens) (Corticariidae) avec 147 individus (4%). A l'opposé, 58 taxons ne sont représentés que par un individu et 31 par deux individus.

3.2. Groupes d'espèces à l'échelle des quatre forêts

La méthode Kendall W appliquée à l'échelle inter-forestière permet de dégager 3 associations d'espèces (Tableau 16). La première se compose quasi-exclusivement d'espèces liées aux résineux morts. La seconde rassemble des espèces à distribution large mais sans préférences écologiques largement partagées, certaines se développant sur feuillus, d'autres sur résineux et enfin, les régimes larvaires couvrent toutes les catégories possibles ici.

Tableau 16. Groupes d'espèces identifiés à l'échelle inter-forestière par la méthode Kendall W (classement alphabétique).

Espèce	\bar{r}_j	W_j	p	Groupe	Espèce	\bar{r}_j	W_j	p	Groupe
A.Ptil.pect	0,045	0,050	0,027	1	C.Alos.taba	0,043	0,049	0,001	2
A.Ptin.fur	0,056	0,061	0,011	1	C.Cart.nodi	0,054	0,060	0,001	2
A.Xest.decl	0,040	0,045	0,046	1	C.Enic.test	0,029	0,035	0,044	2
C.Call.aene	0,069	0,074	0,000	1	C.Piss.pini	0,025	0,031	0,046	2
C.Glap.mino	0,067	0,072	0,001	1	C.Rhyn.elon	0,023	0,029	0,026	2
C.Hylo.abie	0,050	0,055	0,013	1	D.Mega.unda	0,063	0,069	0,001	2
C.Oxym.curs	0,065	0,070	0,005	1	E.Dent.rube	0,037	0,043	0,038	2
C.Parm.balt	0,047	0,052	0,034	1	S.Hyla.cuni	0,069	0,074	0,001	2
D.Anth.muse	0,042	0,047	0,026	1	S.Hyla.fank	0,042	0,048	0,006	2
D.Glob.cort	0,040	0,045	0,050	1	S.Hyla.opac	0,024	0,030	0,030	2
E.Xylo.cort	0,054	0,059	0,014	1	S.Pity.chal	0,037	0,043	0,019	2
M.Rhiz.depr	0,050	0,055	0,013	1	S.Poly.poli	0,047	0,052	0,005	2
M.Xyli.livi	0,072	0,077	0,000	1					
N.Pity.ferr	0,049	0,054	0,026	1	S.Erno.fagi	0,056	0,062	0,007	3
N.Pity.laev	0,037	0,042	0,029	1	S.Pity.pity	0,035	0,041	0,027	3
S.Cryp.cine	0,039	0,044	0,047	1					
S.Dryo.auto	0,047	0,052	0,016	1					
S.Hyla.ater	0,068	0,073	0,003	1					
S.Hyla.atte	0,040	0,045	0,045	1					
S.Hylu.pall	0,049	0,054	0,036	1					
S.Orth.lari	0,050	0,055	0,012	1					
S.Pity.buys	0,052	0,057	0,007	1					
S.Pity.trep	0,042	0,047	0,026	1					
S.Salp.aene	0,056	0,061	0,006	1					
S.Salp.plan	0,043	0,048	0,033	1					
S.Tomi.pini	0,074	0,078	0,001	1					
S.Tryp.line	0,061	0,066	0,003	1					
S.Tryp.sign	0,042	0,046	0,037	1					
T.Myce.thor	0,041	0,046	0,036	1					
T.Osto.ferr	0,047	0,052	0,011	1					

L'analyse des correspondances (CA) à l'échelle inter-forêts (variance totale expliquée 22,0%) met en évidence des groupes d'espèces relativement bien délimités, associés à des groupes de stations correspondant aux forêts. Dans le plan factoriel des axes 1 et 2, les pièges C1S et C6S sont particulièrement originaux, en lien avec la présence de *Tachyta nana* (Gyllenhal), *Clytus arietis* (Linnaeus), *Gaurotes virginea* (Linnaeus) et *Denticollis linearis* (Linnaeus). Les pièges de Méolans sont également très individualisés dans ce plan tandis que les autres pièges le sont d'avantage dans le plan des axes 2 et 3 (Figure 20 et Figure 21).

L'analyse de similarité (ANOSIM) confirme l'existence d'identités fortes pour les communautés de coléoptères saproxyliques de chacune des forêts, le maximum de dissimilitude ($R = 1$) étant presque atteint entre Méolans et Rhonne (Tableau 17).

Tableau 17. Analyse de similarité (ANOSIM) basée sur la distance de Bray-Curtis entre les échantillons de coléoptères saproxyliques considérés à l'échelle de la forêt. Les niveaux de signification ont été ajustés par la correction de Bonferroni (6 tests), ramenant ainsi les seuils limites aux valeurs suivantes : * $p = 0,0083$, ** $p = 0,0017$ et *** $p = 0,0002$.

	Charmette	Écouges	Méolans
Écouges	$R = 0,551$ $p = 0,0002^{***}$		
Méolans	$R = 0,804$ $p = 0,0000^{***}$	$R = 0,854$ $p = 0,0000^{***}$	
Rhonne	$R = 0,537$ $p = 0,004^{**}$	$R = 0,724$ $p = 0,0000^{***}$	$R = 0,975$ $p = 0,0004^{**}$

Des deux séries d'analyses précédentes, il ressort qu'une forte identité existe au sein de la communauté de coléoptères saproxylique d'une même forêt. Notre proposition de recherche d'associations d'espèces à l'échelle intra-forestière a donc été confortée.

3.3. *Groupes d'espèces à l'échelle de chaque forêt*

Communautés en forêt de la Charmette

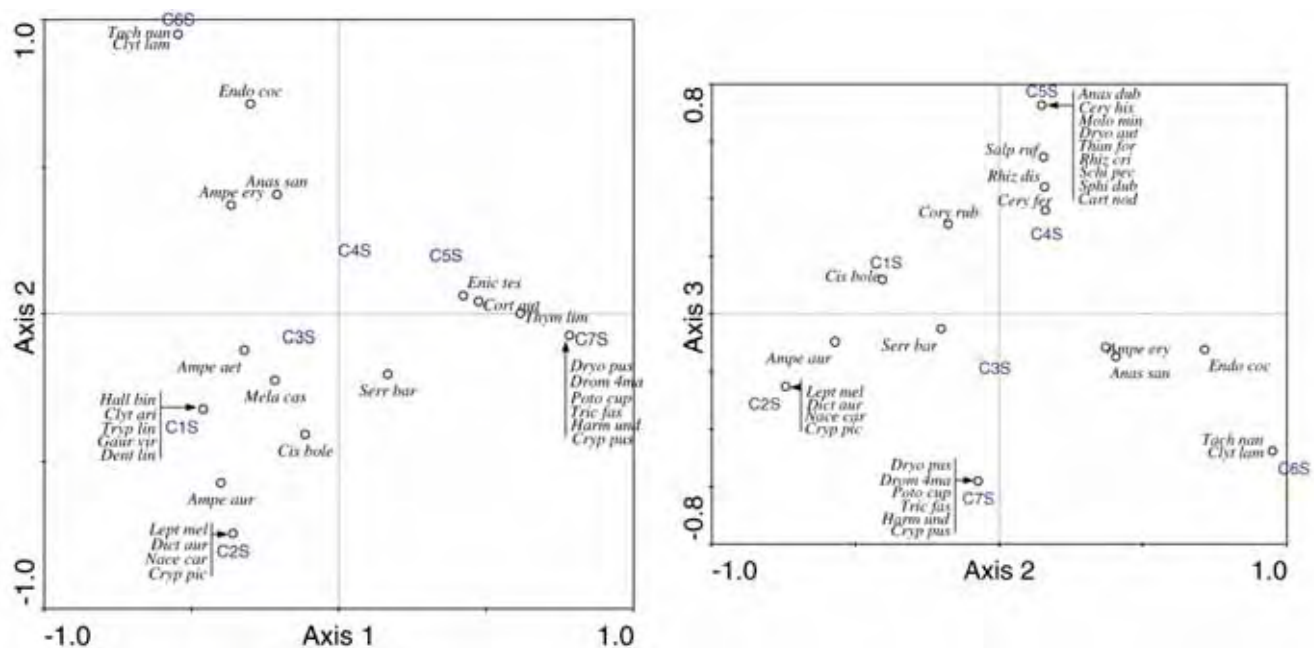
En forêt de la Charmette, la méthode Kendall W n'a pas identifié d'associations. L'échantillonnage semble vraisemblablement trop réduit pour un usage optimal de cette méthode d'analyse, ce point sera discuter plus largement plus loin.

Des groupes de taxons ont tout de même été recherchés en confrontant les analyses de similitudes réalisées par dendrogramme et par CA. Le niveau de coupure du cluster, qui conditionne le nombre de partitions, est déterminé par les seuils au-delà desquels les valeurs des similitudes entre objets augmentent de manière importante de sorte que les objets situés de part et d'autre du seuil sont nécessairement éloignés. La validation des nœuds par raréfaction qui a été utilisée ici ajoute un élément de choix supplémentaire en permettant la sélection des partitions « suffisamment » validées. La confrontation du cluster à la CA montre que les groupes de taxons dont les scores sont supérieurs à 25% du score maximal dans la CA (espèces à plus fort poids dans la CA)

apparaissent dans les partitions ayant un $IS > 0,65$ avec des nœuds validés par 25% et plus de réplicats. Ces deux limites seront utilisées pour la partition des espèces dans les analyses de similarités suivantes.

Le niveau de coupure du cluster retenu délimite 11 partitions de taxons à la Charmette (Figure 23). La position de la plupart des composantes de ces groupes dans la CA indique qu'il s'agit de taxons rares, c'est à dire représentés par peu d'individus et localisés dans un ou au mieux deux pièges (voir par exemple la liste des espèces liées au piège C7S, Figure 22).

La méthode *K*-means propose 9 groupes de taxons dans la forêt de la Charmette. Ces groupes sont en partie les mêmes que ceux donnés par les méthodes précédentes bien que l'artefact des espèces rares soit atténué par l'absence de hiérarchisation (Tableau 18).



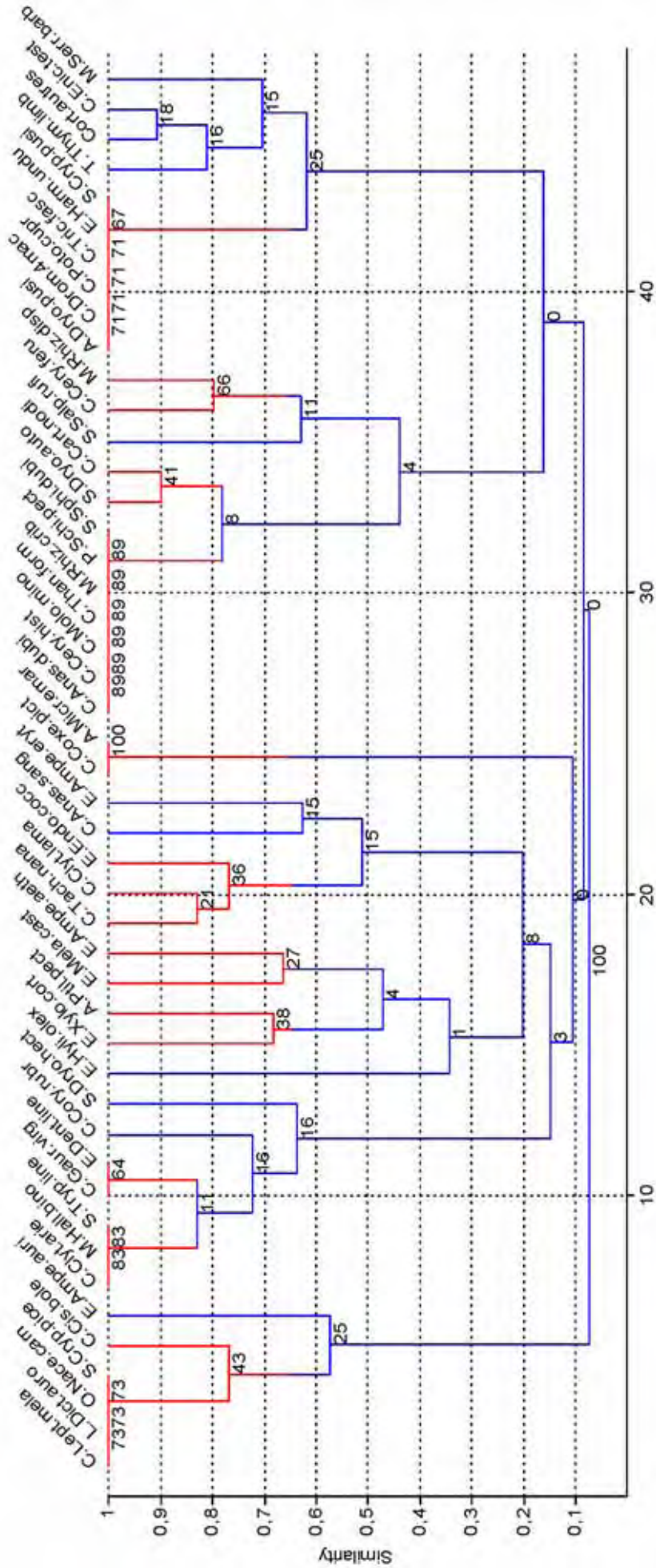


Figure 23. Cluster des similitudes entre les répartitions des coléoptères saproxyliques en forêt de la Charmette. La similarité est donnée par l'indice de Bray-Curtis. Les chiffres indiqués sur chaque ramification donnent le pourcentage de réplicats (ré-échantillonnage sur 999 réplicats) qui valident ce nœud du cluster. Les partitions sont indiquées en rouge.

Tableau 18. Groupes de taxons obtenus par classification non-hiérarchique (*K*-means) en forêt de la Charmette.

Taxons	<i>K</i> = 9	Taxons	<i>K</i> = 9	Taxons	<i>K</i> = 9	Taxons	<i>K</i> = 9
C.Anas.dubi	1	C.Cory.rubr	2	A.Dryo.pusi	4	E.Ampe.aeth	5
C.Cart.nodi	1	C.Gaur.virg	2	A.Micr.emar	4	C.Anas.sang	6
C.Cery.hist	1	E.Ampe.eryt	2	C.Clyt.arie	4	C.Cery.feru	7
C.Molo.mino	1	E.Dent.line	2	C.Clyt.lama	4	M.Rhiz.disp	7
C.Than.form	1	E.Mela.cast	2	C.Coxe.pict	4	C.Lept.mela	8
E.Endo.cocc	1	C.Cis.bole	3	C.Drom.4mac	4	L.Dict.auro	8
E.Xylo.cort	1			C.Poto.cupr	4	O.Nace.carn	8
M.Rhiz.crib	1			C.Tric.fasc	4	S.Cryp.pice	8
M.Serr.barb	1			E.Ampe.auri	4	A.Ptil.pect	9
P.Schi.pect	1			E.Harm.undu	4	C.Enic.test	9
S.Dryo.auto	1			E.Hyli.olex	4	C.Tach.nana	9
S.Dryo.hect	1			M.Hall.bino	4	Cort.autres	9
S.Sphi.dubi	1			S.Cryp.pusi	4	S.Salp.rufi	9
T.Thym.limb	1			S.Tryp.line	4		

Communautés en forêt des Écouges

Un seul groupe d'espèces a été identifié par la méthode Kendall \mathcal{W} en forêt des Écouges (Tableau 19). Il s'agit d'espèces liées aux résineux ou indifférentes quant à leur essence hôte et de groupes trophiques variés (mycophage, prédateurs, détritiphages et xylophages).

La coupure du cluster à une similarité de 0,5 et la sélection des seuls nœuds validés par 25% et plus de réplicats dégagent 19 partitions (Figure 25). Nous renvoyons aux remarques précédentes pour ce qui concerne le caractère particulier (rare) de certaines des espèces qui composent ces partitions (Figure 24). La méthode *K*-means propose 4 ou 11 groupes de taxons dans la forêt des Écouges (Tableau 20).

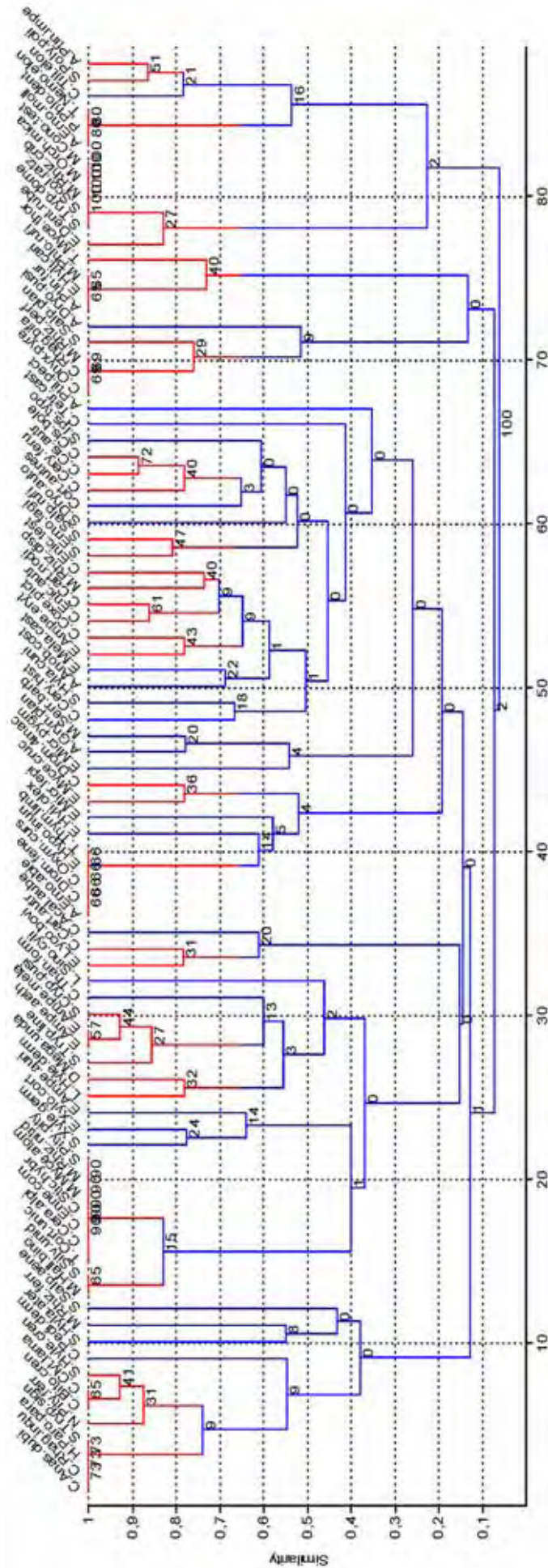


Figure 25. Cluster des similitudes entre les répartitions des coléoptères saproxyliques en forêt des Écoges. La similarité est donnée par l'indice de Bray-Curtis. Les chiffres indiqués sur chaque ramification donnent le pourcentage de répliquats (raréfaction sur 999 répliquats) qui valident ce nœud du cluster. Les partitions sont indiquées en rouge.

Tableau 20. Groupes de taxons obtenus par classification non-hiérarchique (*K*-means) en forêt des Écouges.

Taxons	<i>K</i> = 4	<i>K</i> = 11	Taxons	<i>K</i> = 4	<i>K</i> = 11	Taxons	<i>K</i> = 4	<i>K</i> = 11
C.Anas.dubi	1	2	E.Lyco.bovi	1	5	A.Anob.cost	1	10
C.Bito.cren	1	2	E.Micr.lepi	1	5	A.Ptin.fur	1	10
C.Clyt.lama	1	2	M.Cono.test	1	5	A.Ptin.impe	1	10
C.Rhag.inqu	1	2	M.Hall.bino	1	5	C.Till.elon	1	10
E.Hyli.olex	1	2	M.Myce.atom	1	5	E.Hyli.cari	1	10
E.Mela.cast	1	2	M.Orch.mica	1	5	M.Phlo.rufi	1	10
H.Paro.para	1	2	M.Rhiz.crib	1	5	S.Poly.poli	1	10
N.Pity.ferr	1	2	M.Rhiz.ferr	1	5	A.Gryn.plan	2	1
S.Hyle.cren	1	2	M.Rhiz.nitid	1	5	C.Than.form	2	1
S.Salp.aene	1	2	M.Rhiz.perf	1	5	E.Micr.pygm	2	1
S.Tryp.sign	1	2	P.Phlo.dent	1	5	M.Serr.barb	2	1
A.Dryo.pusi	1	3	S.Hyla.ater	1	5	S.Erno.fagi	2	1
C.Acal.aube	1	3	S.Pity.pity	1	5	S.Ips.typo	2	1
C.Pedi.derm	1	3	S.Salp.plan	1	5	S.Salp.rufi	2	1
E.Ampe.auri	1	3	S.Scol.ratz	1	5	C.Cery.feru	2	6
E.Myce.cruc	1	3	S.Silv.unid	1	5	C.Cis.autr	2	6
E.Xylo.cort	1	3	S.Tryp.dome	1	5	C.Cis.bole	2	6
S.Xyle.germ	1	3	T.Cort.unic	1	5	Cort.autres	2	6
A.Erno.abie	1	5	T.Myce.thor	1	5	C.Drom.4mac	3	3
A.Erno.moll	1	5	T.Nemo.elon	1	5	C.Cart.nodi	3	11
C.Cart.autr	1	5	T.Thym.limb	1	5	C.Coxe.pict	3	11
C.Cera.alpi	1	5	C.Cery.hist	1	9	C.Enic.autr	3	11
C.Drom.fene	1	5	D.Mega.unda	1	9	C.Enic.test	3	11
C.Enne.corn	1	5	E.Ampe.aeth	1	9	E.Ampe.eryt	4	4
C.Onyx.pyre	1	5	E.Ampe.mela	1	9	M.Rhiz.disp	4	4
C.Oxym.curs	1	5	L.Hyle.derm	1	9	S.Dryo.auto	4	4
C.Rhag.bifa	1	5	L.Sino.cyli	1	9	A.Ptil.pect	4	7
C.Stic.hybr	1	5	S.Cryp.pusi	1	9	C.Tetr.cast	4	8
E.Dent.rube	1	5	S.Hyla.cuni	1	9			
E.Hypo.inun	1	5	S.Tryp.line	1	9			

Communautés en forêt de Méolans

Deux groupes d'espèces ont été identifiés par la méthode Kendall W en forêt de Méolans (Tableau 21). Le nombre de 22 partitions est relevé sur le dendrogramme avec la particularité de groupes de petites tailles (faible nombre de taxons, très souvent des paires) (Figure 26 et Figure 27). La méthode *K*-means propose 15 groupes de taxons dans cette forêt (Tableau 22).

Tableau 21. Groupes d'espèces identifiés en forêt de Méolans par la méthode Kendall W .

Juge	\bar{r}_j	W_j	p
Cort.autres	0,101	0,109	0,025
M.Xyli.laev	0,101	0,109	0,027
A.Epis.stri	0,074	0,082	0,031
S.Phlo.thuy	0,074	0,082	0,038

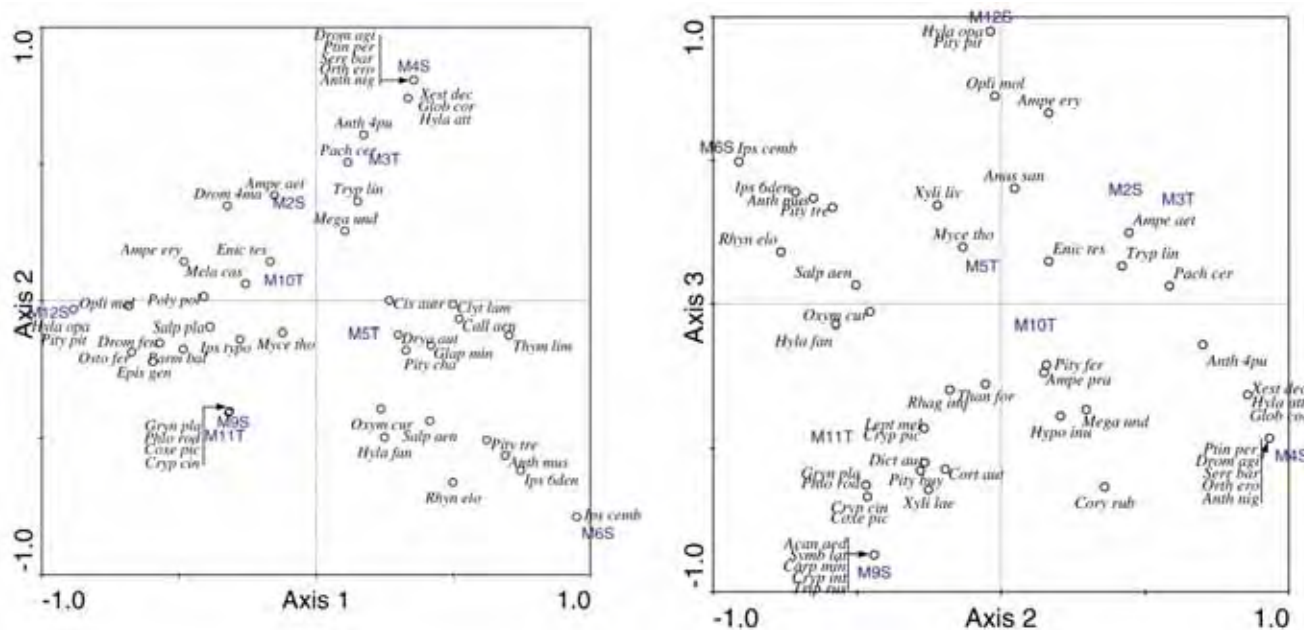


Figure 26. CA des coléoptères saproxyliques en forêt de Méolans. Plans des trois premiers axes (axe 1 : valeur propre : 0,409, variance : 21,6% ; axe 2 : valeur propre : 0,343, variance : 18,2% ; axe 3 : valeur propre : 0,300, variance : 15,8%). Seuls les taxons dont les scores sont supérieurs à 25% du score maximal sont représentés.

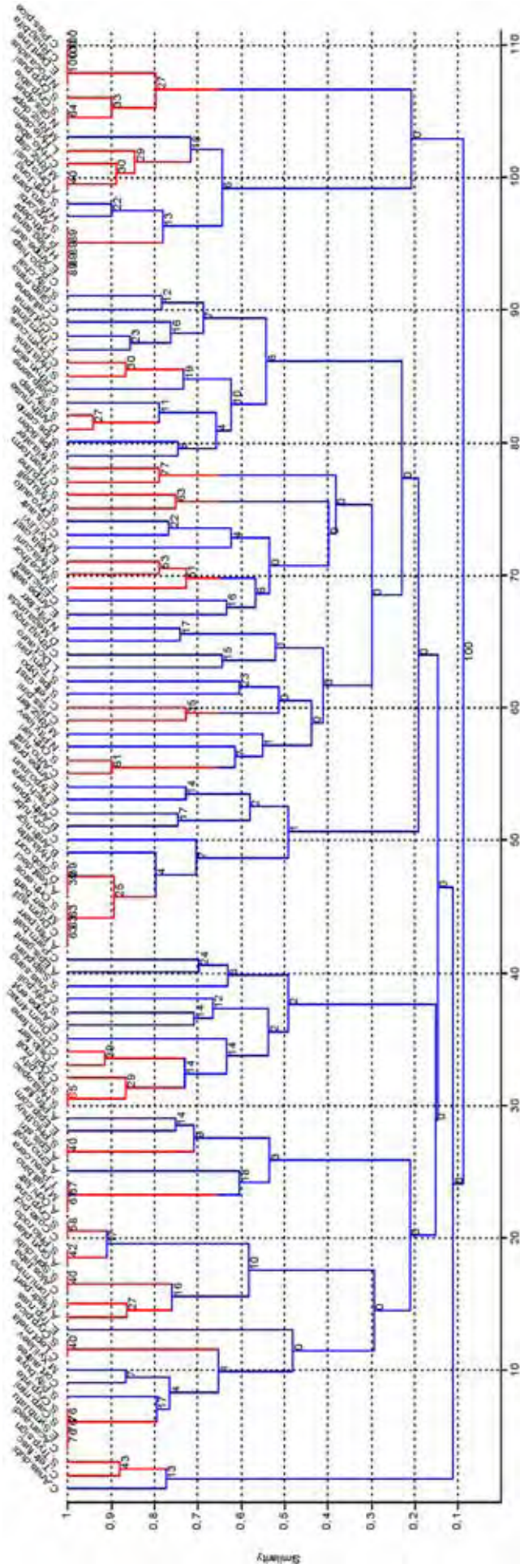


Figure 27. Cluster des similitudes entre les répartitions des coléoptères saproxyliques en forêt de Méolans. La similarité est donnée par l'indice de Bray-Curtis. Les chiffres indiqués sur chaque ramification donnent le pourcentage de réplicats (raréfaction sur 999 réplicats) qui valident ce nœud du cluster. Les partitions sont indiquées en rouge.

Tableau 22. Groupes de taxons obtenus par classification non-hiérarchique (*K*-means) en forêt de Méolans.

Taxons	<i>K</i> =15	Taxons	<i>K</i> =15	Taxons	<i>K</i> =15	Taxons	<i>K</i> =15
A.Ptin.perr	1	S.Hylu.pall	4	A.Dryo.pusi	11	A.Erno.moll	14
B.Anth.nigr	1	S.Tryp.line	4	A.Hadr.pert	11	A.Ochi.latr	14
C.Cory.rubr	1	S.Hyla.cuni	5	C.Hylo.abie	11	C.Alos.tab	14
C.Drom.4mac	1	B.Anth.4pun	6	E.Epip.corn	11	C.Drom.fene	14
C.Drom.agil	1	S.Hyla.ater	7	L.Hyle.derm	11	C.Opli.moll	14
C.Glap.mino	1	A.Ptin.fur	8	M.Rhiz.depr	11	C.Piss.pice	14
M.Serr.barb	1	C.Tetr.cast	8	M.Rhiz.disp	11	C.Pogo.hisp	14
S.Dryo.auto	1	T.Myce.thor	8	S.Ips.6den	11	C.Rhag.bifa	14
S.Orth.eros	1	C.Cis.autr	9	T.Osto.ferr	11	C.Rhyn.elon	14
T.Thym.limb	1	C.Enic.test	9	C.Call.aene	12	E.Ampe.auri	14
A.Xest.decl	2	C.Pach.cera	9	C.Than.form	12	E.Ampe.cryt	14
C.Anas.dubi	2	E.Ampe.aeth	9	D.Mega.unda	12	E.Dent.line	14
C.Clyt.lama	2	E.Mela.cast	9	N.Pity.ferr	12	H.Paro.para	14
C.Tetr.fusc	2	A.Epis.gent	10	S.Tomi.pini	12	H.Pleg.sana	14
D.Anth.muse	2	A.Gryn.plan	10	C.Anas.sang	13	M.Hall.bino	14
D.Glob.cort	2	C.Acan.aedi	10	C.Oxym.curs	13	N.Glis.4pun	14
N.Pity.laev	2	C.Coxe.pict	10	C.Piss.pini	13	N.Poca.adus	14
S.Hyla.atte	2	C.Parm.balt	10	E.Ampe.prae	13	P.Pyth.depr	14
S.Pity.trep	2	E.Symb.latu	10	E.Hypo.inun	13	S.Arpi.orbi	14
A.Epis.stri	3	E.Trip.russ	10	M.Rhiz.ferr	13	S.Cryp.abie	14
C.Arho.rust	3	L.Dict.auro	10	S.Ips.cemb	13	S.Cryp.pusi	14
C.Lept.mela	3	S.Carp.mini	10	S.Salp.aene	13	S.Hyla.opac	14
Cort.autres	3	S.Cryp.cine	10	S.Tryp.sign	13	S.Pity.pity	14
M.Xyli.laev	3	S.Cryp.inte	10			S.Sphi.dubi	14
S.Cryp.pice	3	S.Phlo.rodo	10			S.Tomi.mino	14
S.Hyla.fank	3	S.Pity.buys	10			T.Pseu.cera	14
S.Orth.long	3					C.Rhag.inqu	15
S.Phlo.thuy	3					M.Xyli.livi	15
S.Pity.chal	3					S.Ips.typo	15
S.Poly.poli	3					S.Orth.lari	15
						S.Salp.plan	15

Communautés en forêt de Rhonne

Un seul groupe de taxons a été identifié par la méthode Kendall W en forêt de Rhonne (Tableau 23). Ces espèces ont un lien avec les champignons (mycophages ou saproxylophages) sauf une, *Ampedus erythrogonus* (Müller), dont les larves sont considérées comme zoophages. CA et dendrogramme aboutissent à 13 partitions (Figure 28 et Figure 29) tandis que la méthode *K*-means propose 2 ou 8 groupes de taxons (Tableau 24).

Tableau 23. Groupe d'espèces identifié en forêt de Rhonne par la méthode Kendall W .

Juge	\bar{r}_j	W_j	p
C.Coxe.pict	0,132	0,143	0,044
C.Enic.autr	0,147	0,158	0,018
C.Enic.test	0,150	0,161	0,010
E.Ampe.eryt	0,150	0,161	0,017
E.Hyli.olex	0,136	0,147	0,031
E.Xylo.cort	0,150	0,161	0,011
N.Cylo.ater	0,129	0,140	0,047

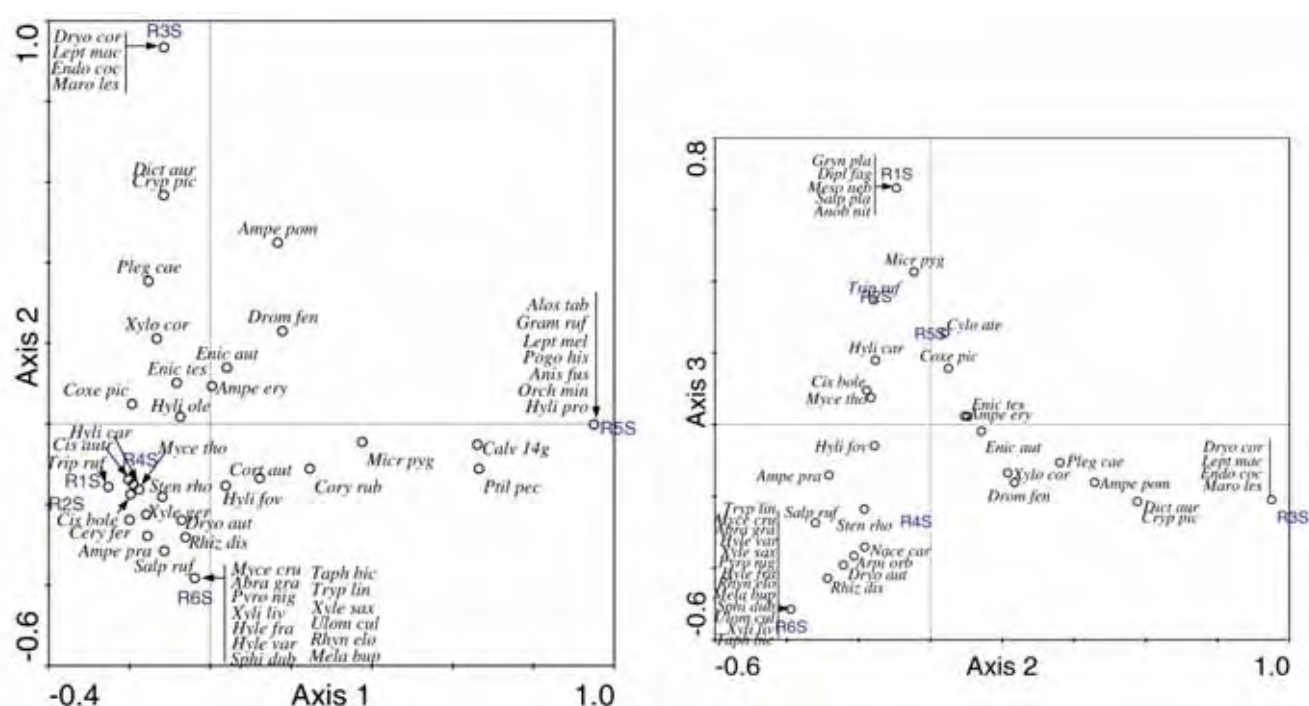


Figure 28. CA des coléoptères saproxyliques en forêt de Rhonne. Plans des trois premiers axes (axe 1 : valeur propre : 0,479, variance : 28,6% ; axe 2 : valeur propre : 0,359, variance : 21,4% ; axe 3 : valeur propre : 0,334, variance : 19,9%). Seuls les taxons dont les scores sont supérieurs à 25% du score maximal sont représentés.

Figure 29. Cluster des similitudes entre les répartitions des coléoptères saproxyliques en forêt de Rhonne. La similarité est donnée par l'indice de Bray-Curtis. Les chiffres indiqués sur chaque ramification donnent le pourcentage de réplicats (raréfaction sur 999 réplicats) qui valident ce nœud du cluster. Les partitions sont indiquées en rouge.

Tableau 24. Groupes de taxons obtenus par classification non-hiérarchique (K-means) en forêt de Rhonne.

Taxons	K= 2	K= 8	Taxons	K= 2	K= 8	Taxons	K= 2	K= 8
C.Coxe.pict	1	3	A.Anob.niti	2	2	A.Dorc.subs	2	7
C.Enic.autr	1	3	A.Gryn.plan	2	2	A.Hemi.fulv	2	7
C.Enic.test	1	3	B.Dipl.fagi	2	2	C.Anas.dubi	2	7
E.Ampe.eryt	1	3	C.Meso.nebu	2	2	C.Calv.14gu	2	7
A.Ptil.pect	1	4	E.Hyli.cari	2	2	C.Cart.nodi	2	7
E.Xylo.cort	1	4	E.Hyli.fove	2	2	C.Cory.rubr	2	7
M.Serr.barb	1	4	E.Micr.pygm	2	2	E.Mela.cast	2	7
E.Hyli.olex	1	6	S.Salp.plan	2	2	H.Pleg.caes	2	7
E.Trip.rufi	1	6	S.Xyle.germ	2	2	L.Sino.cyli	2	7
N.Cylo.ater	1	6	T.Myce.thor	2	2	M.Rhiz.disp	2	7
C.Cery.feru	2	1	T.Thym.limb	2	2	N.Cych.vari	2	7
C.Cery.hist	2	1	C.Alos.tab	2	5	O.Nace.carn	2	7
C.Rhyn.elon	2	1	C.Gram.rufi	2	5	S.Arpi.orbi	2	7
E.Ampe.auri	2	1	C.Lept.mela	2	5	S.Dryo.auto	2	7
E.Ampe.prae	2	1	C.Pogo.hisp	2	5	C.Cis.autr	2	8
E.Ampe.quer	2	1	Cort.autres	2	5	C.Cis.bole	2	8
E.Mela.bupr	2	1	E.Hyli.proc	2	5	C.Drom.fene	2	8
E.Myce.cruc	2	1	E.Sten.rhom	2	5	C.Dryo.cort	2	8
H.Abra.gran	2	1	E.Symb.latu	2	5	C.Lept.macu	2	8
L.Pyro.nigr	2	1	M.Anis.fusc	2	5	E.Ampe.pomo	2	8
M.Myce.atom	2	1	M.Hall.bino	2	5	E.Endo.cocc	2	8
M.Xyli.livi	2	1	M.Orch.mino	2	5	L.Dict.auro	2	8
S.Arpi.lare	2	1				M.Mar.lese	2	8
S.Hyle.frax	2	1				S.Cryp.pice	2	8
S.Hyle.vari	2	1						
S.Salp.rufi	2	1						
S.Sphi.dubi	2	1						
S.Taph.bico	2	1						
S.Tryp.line	2	1						
S.Xyle.saxe	2	1						
T.Tetr.anco	2	1						
T.Ulom.culi	2	1						

Les coléoptères saproxyliques dans leur matrice environnementale

**Analyse globale
des caractéristiques des entomofaunes
et recherche de facteurs explicatifs**



Orifices de sorties de coléoptères adultes dans un tronc de hêtre en classe de décomposition 1C. Les trous ovales de grande taille (12 mm) sont ceux de *Rosalia alpina* (Linnaeus) (Cerambycidae). Les trous ronds de petites tailles (2 mm) sont attribuables à *Ptilinus pectinicornis* (Linnaeus) (Anobiidae). © Dodelin B.2006.

1. OBJECTIFS

Dans le précédent chapitre, nous nous sommes attachés à montrer l'existence d'associations d'espèces puis à les décrire. Nous envisageons à présent les relations établies entre les espèces et leur environnement, principalement le stock de bois mort. L'objectif est de dégager les caractères les plus influents sur les espèces et sur les communautés d'espèces. Notre démarche vise finalement à mieux comprendre le déterminisme de la présence des coléoptères saproxyliques en forêt.

Les caractères retenus sont ceux des habitats des espèces au sens large (forêt, stations) ou au sens plus restreint lorsqu'il s'agit du bois mort. Les influences testées concernent l'abondance et la distribution des espèces vis-à-vis des forêts, des stations et des états des stocks de bois mort. Elles concernent également des descripteurs des communautés comme la richesse taxonomique, la dominance, etc.

2. APPROCHES UTILISÉES

Notre approche peut être scindée en trois grands volets. Tout d'abord une analyse à l'échelle de la forêt qui vise explorer les paramètres comme l'emplacement géographique et le type de forêt (variables de contexte). Dans un second temps notre propos sera centré sur l'échelle du bois mort avec une approche quantitative puis qualitative. Enfin nous nous intéresserons à un paramètre important : la continuité temporelle du bois mort.

Deux niveaux d'étude des espèces ont été employés avec d'une part l'usage de variables synthétiques et de contexte et d'autre part par la confrontation des données faunistiques avec les variables environnementales (bois mort).

Les comparaisons entre groupes de pièges sont appuyées par des ANOVA. Dans le second niveau d'analyse, nous avons tout d'abord cherché à réduire le grand nombre de variables. Après avoir détecté les gradients s'établissant entre les stocks de bois morts, nous avons sélectionné les variables de plus grande importance par régression linéaire pas-à-pas (stepwise regression). L'influence de ces variables sur les

coléoptères saproxyliques est ensuite explorée à l'aide d'une part, de régressions linéaires et d'autre part, au moyen d'une analyse canonique des correspondances (CCA) et d'une analyse de redondance (RDA). Ces analyses factorielles ne conservent que les variables participant significativement à la variance totale (routine de forward selection).

3. RÉSULTATS

3.1. *Effets liés à l'usage de l'attractif*

Ce premier paramètre est important dans la mesure où le risque existe d'observer des compositions et des structures de communautés artificiellement éloignées de la réalité et surtout dans notre contexte, éloignées de celles observées à l'aide de pièges sans attractifs.

Les pièges attractifs (notés T) sont au nombre de 9, répartis entre les forêts de Méolans (4 pièges) et des Écouges (5 pièges). Les 23 autres pièges sont non-attractifs (notés S).

Nous montrons que les taxons les plus communs (RARE-0) et les moins exigeants (EXIGBIO-0) sont les seuls à être significativement mieux représentés dans les pièges T (Figure 31). Cette sur-représentation concerne en premier lieu l'abondance qui est significativement plus élevée dans les pièges T (Figure 30). La surabondance liée à l'attractif fait très logiquement baisser l'équitabilité entre pièges T et S, par la sur-représentation de quelques espèces, probablement les plus sensibles à l'attractif.

Ces résultats confirment l'intérêt de travailler à partir des richesses taxonomiques et, dans le cas des analyses multivariées notamment, à partir d'abondances transformées de manière à réduire les sur-représentations (voir le chapitre matériels et méthodes). Nous renvoyons pour plus de détail sur ces questions d'attractivité des pièges, à une analyse réalisée à Méolans en 2005 sur l'effet de placement des pièges au soleil combiné à l'usage de la térébenthine (Dodelin 2007).

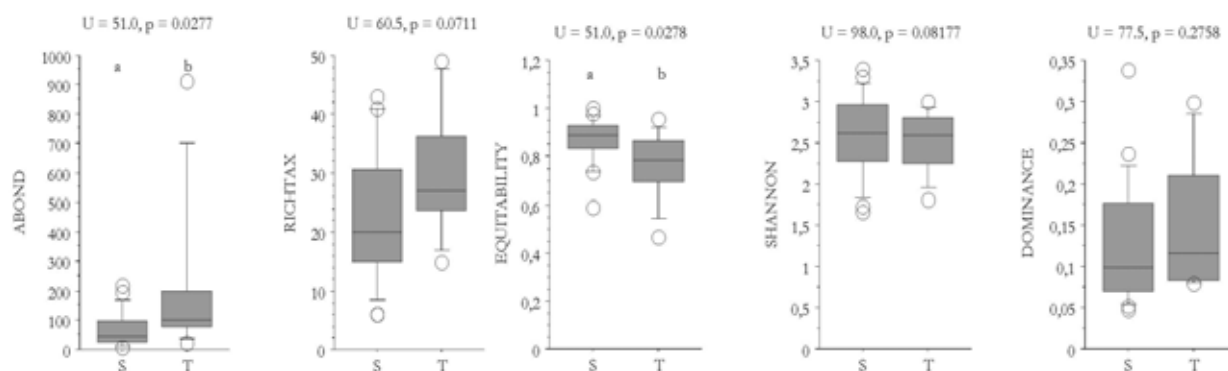


Figure 30. Abondance, richesse taxonomique et indices biologiques des communautés distribuées entre les pièges avec (T, 9 pièges) ou sans (S, 23 pièges) attractif. Les valeurs représentées sont la moyenne, les premiers et derniers quartiles et déciles. Le test statistique U de Mann-Whitney est donné avec sa probabilité (p). Les catégories désignées par des lettres distinctes diffèrent les unes des autres dans le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn.

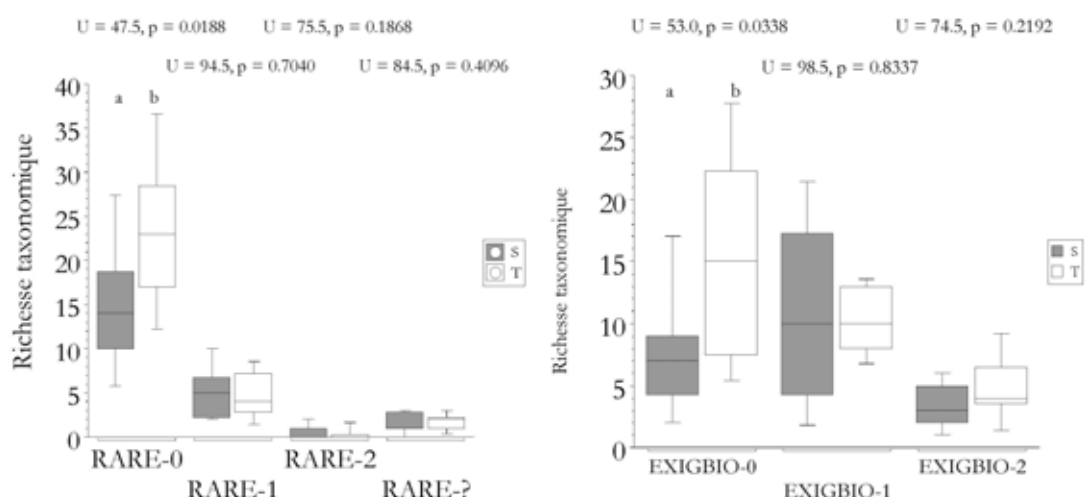


Figure 31. Statut de rareté et exigences biologiques des taxons distribués entre les pièges avec (T, 9 pièges) ou sans (S, 23 pièges) attractif. Les valeurs représentées sont la moyenne, les premiers et derniers quartiles et déciles. Le test statistique U de Mann-Whitney est donné avec sa probabilité (p). Les catégories désignées par des lettres distinctes diffèrent les unes des autres dans le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn.

3.2. Continuité temporelle du bois mort

La continuité temporelle du bois mort, évaluée à partir des profils de bois mort, est bonne dans une moitié des 10 stations : C2, E4, M1, M2 et R1. Elle est faible dans l'autre moitié : C1, E1, E2, E3 et E5. Cela provient de lacunes dans certaines classes de diamètres ou de décomposition comme nous l'avons détaillé dans le chapitre « matériels et méthodes » (Figure 32 et Figure 33).

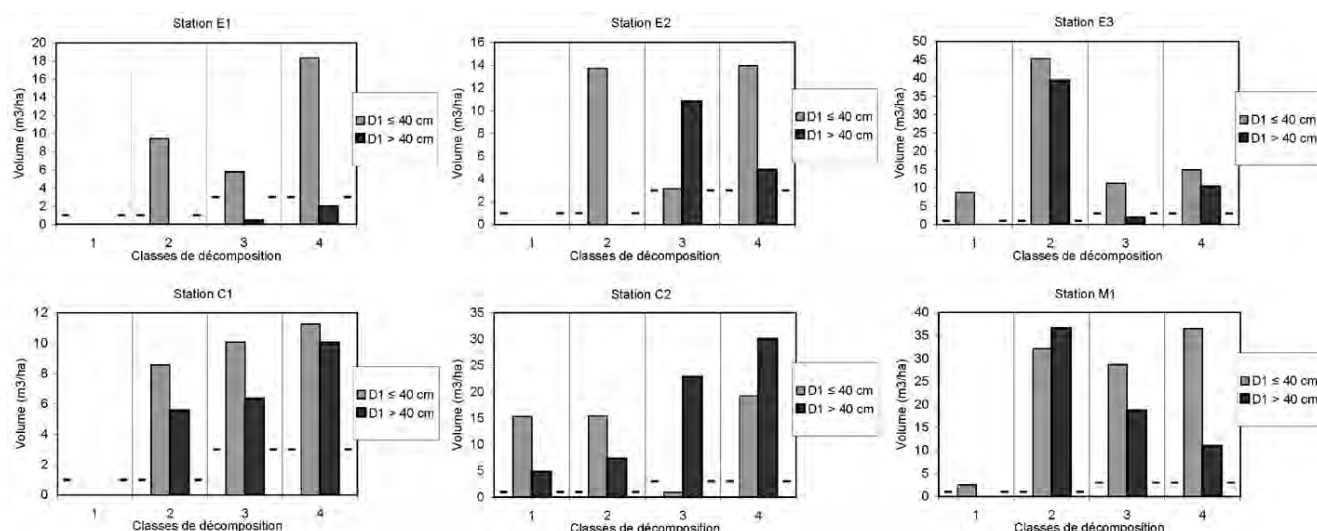


Figure 32. Profils de bois mort des stations. Les barres horizontales sont placées sur les seuils limites de 1 m³/ha pour les classes 1 et 2 et de 3 m³/ha pour les classes 3 et 4 (Stokland 2001).

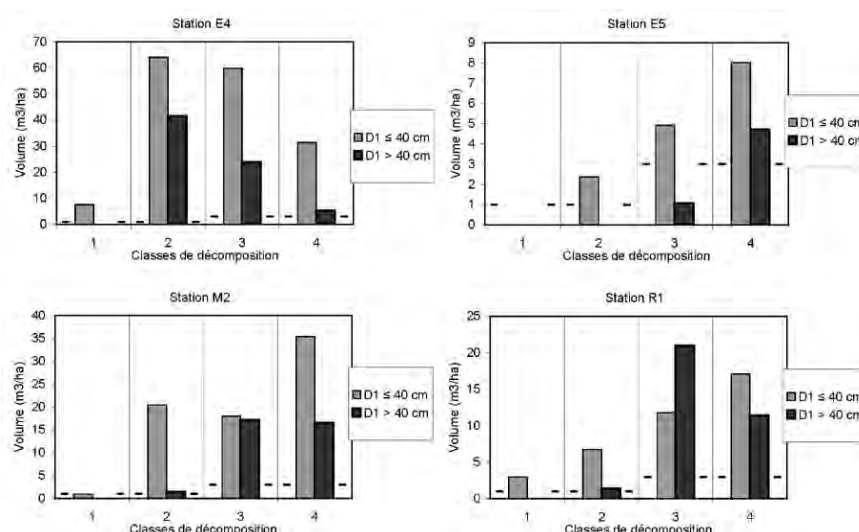


Figure 33. Profils de bois mort des stations. Les barres horizontales sont placées sur les seuils limites de 1 m³/ha pour les classes 1 et 2 et de 3 m³/ha pour les classes 3 et 4 (Stokland 2001).

3.3. Analyse à l'échelle des forêts

Secteurs géographiques

L'analyse par secteurs géographiques ne doit être interprétée que dans le contexte de cette étude car une généralisation serait des plus hasardeuse étant entendu que les sites choisis en permettent pas, ni en nombre de réplicats ni dans leur diversité, de correctement représenter les trois secteurs. Nous avons classé dans les Alpes externes

sur roche calcaire les stations des Écouges et de la Charmette (17 pièges), en Alpes « externes » sur roche acide la station de Rhonne (6 pièges) et enfin en Alpes internes les stations de Méolans (9 pièges).

Les différences significatives se situent entre les richesses taxonomiques des stations des Alpes internes et celles des Préalpes calcaires (notons que ces deux secteurs renferment des pièges attractifs). La forêt de Rhonne occupe une position intermédiaire (Figure 34). Les pièges placés à Méolans sont plus riches en espèces, particulièrement en espèces communes et euryèces. A l'inverse et relativement, les pièges des Préalpes calcaires sont appauvris en espèces communes et peu communes tandis que les espèces exigeantes sont significativement plus diversifiées (Figure 35).

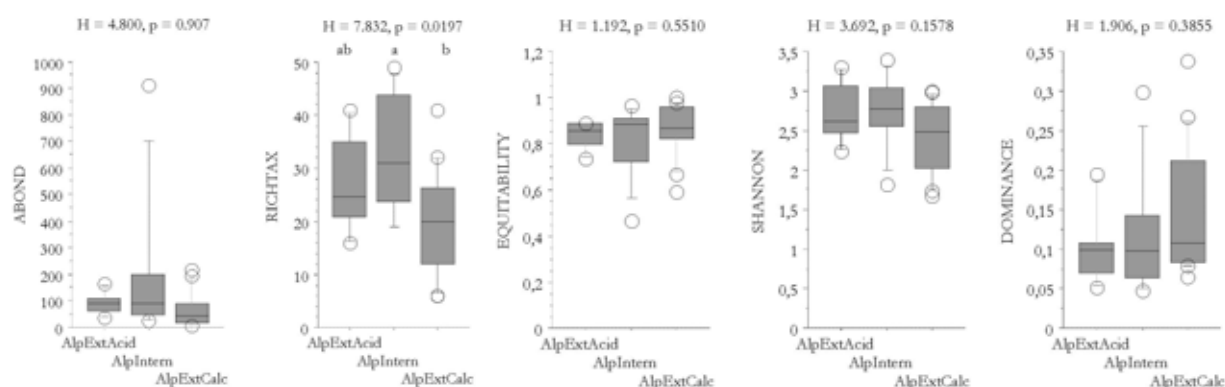


Figure 34. Abondance, richesse taxonomique et indices biologiques des communautés distribuées selon les régions (17 pièges pour les Alpes externes calcaires, 6 pour les Alpes externes acides et 9 pour les Alpes internes). Les valeurs représentées sont la moyenne, les premiers et derniers quartiles et déciles. Le test statistique H de Kruskal-Wallis est donné avec sa probabilité (p). Les catégories désignées par des lettres distinctes diffèrent les unes des autres dans le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn.

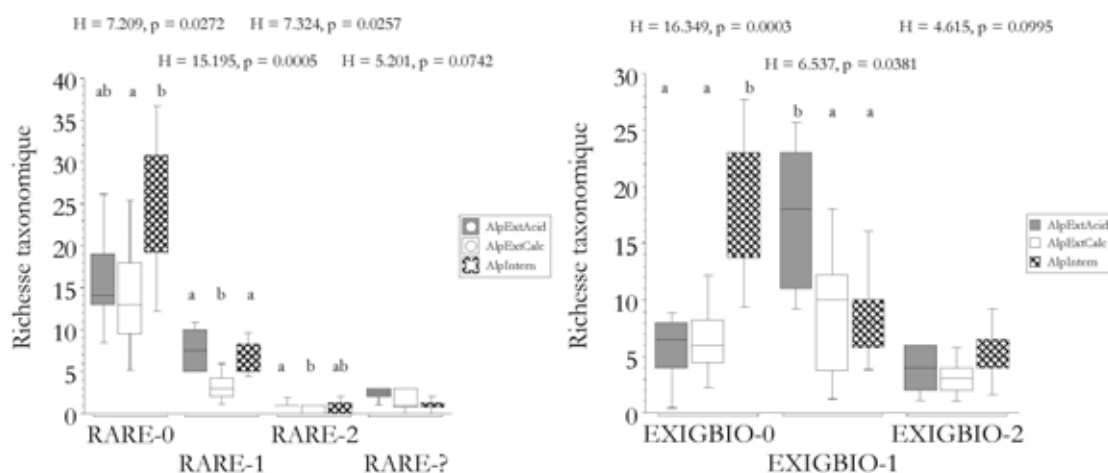


Figure 35. Statut de rareté et exigences biologiques des taxons distribués selon les régions (17 pièges en Alpes externes calcaires, 6 en Alpes externes acides et 9 en Alpes internes). Les valeurs représentées sont la moyenne, les premiers et derniers quartiles et déciles. Le test H de Kruskal-Wallis est donné avec sa probabilité (p). Les catégories désignées par des lettres distinctes diffèrent les unes des autres dans le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn.

Composition en essences

Les types forestiers ne permettent pas de dégager de différences nettes entre les faunes piégées. Les abondances sont significativement plus faibles (mais le test *post hoc* n'a pas été significatif) dans les sites dominés par les résineux (16 pièges) et augmentent pour les sites mixtes (12 pièges) et les sites dominés par les feuillus (4 pièges) (Figure 36). Les autres paramètres testés ne sont pas significatif bien que la richesse taxonomique semble suivre la tendance précédente (Figure 36 et Figure 37). Nous expliquons d'abord ces résultats par le nombre réduit de pièges placés en forêt feuillue.

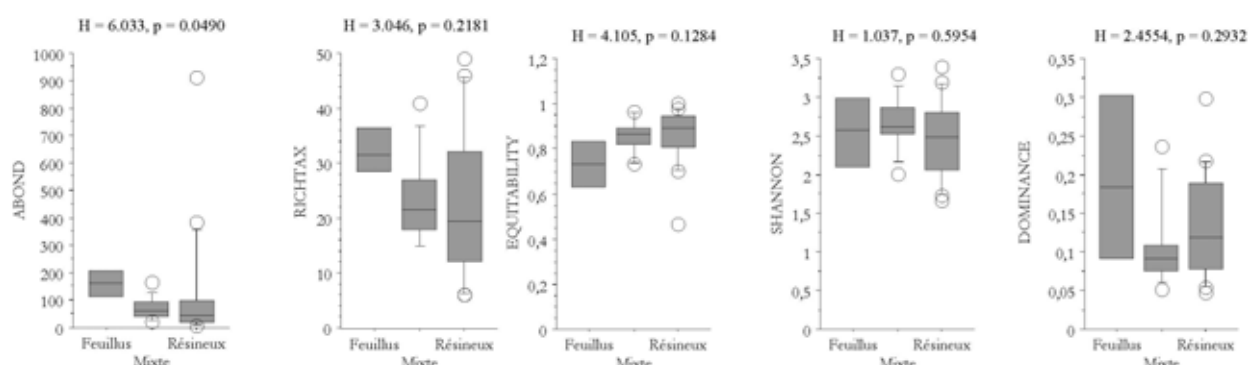


Figure 36. Abondance, richesse taxonomique et indices biologiques des communautés distribuées selon le type forestier (16 pièges en site résineux, 4 pièges en site feuillus et 12 pièges en site mixte). Les valeurs représentées sont la moyenne, les premiers et derniers quartiles et déciles. Le test H de Kruskal-Wallis est donné avec sa probabilité (p). Les catégories désignées par des lettres distinctes diffèrent les unes des autres dans le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn.

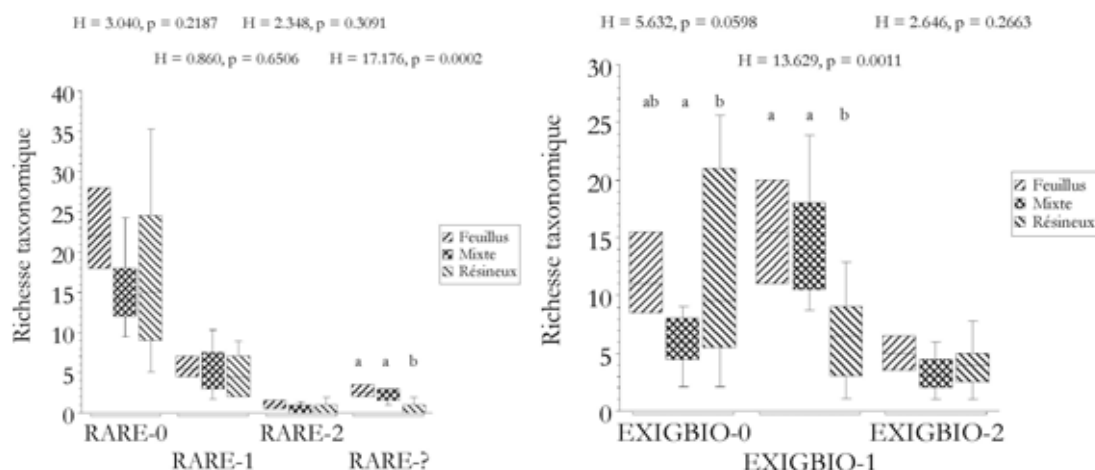


Figure 37. Statut de rareté et exigences biologiques des taxons distribués selon le type forestier (16 pièges en site résineux, 4 pièges en site feuillu et 12 pièges en site mixte). Les valeurs représentées sont la moyenne, les premiers et derniers quartiles et déciles. Le test H de Kruskal-Wallis est donné avec sa probabilité (p). Les catégories désignées par des lettres distinctes diffèrent les unes des autres dans le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn.

Canopée ouverte ou fermée

La fermeture de la canopée influe significativement sur l'abondance (mais le test *post hoc* n'a pas été significatif) et sur la richesse taxonomique (Figure 38). La richesse taxonomique supérieure dans les sites fermés (23 pièges sur 32) se retrouve significativement chez les espèces peu communes ou moyennement exigeantes mais il faut noter que la tendance (c'est-à-dire non significative) est suivie par l'ensemble des statuts de rareté et des exigences biologiques (Figure 39).

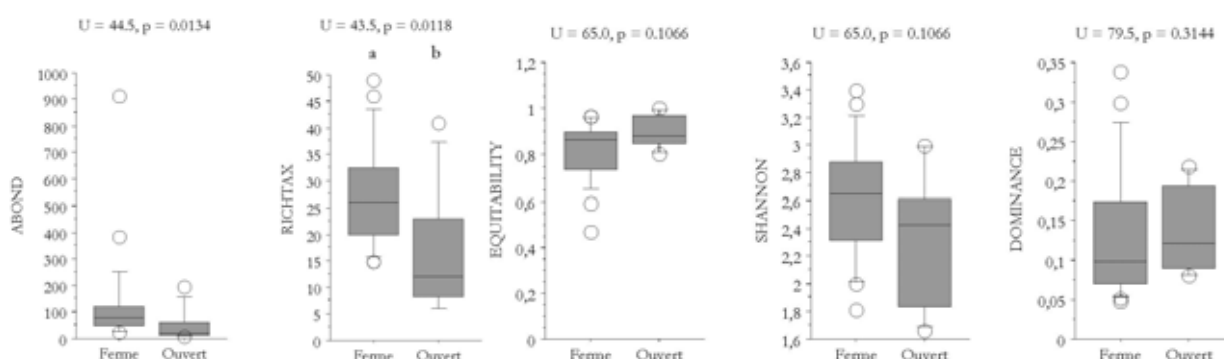


Figure 38. Abondance, richesse taxonomique et indices biologiques des communautés distribuées entre les sites ouverts (9 pièges) ou fermés (23 pièges). Les valeurs représentées sont la moyenne, les premiers et derniers quartiles et déciles. Le test U de Mann-Whitney est donné avec sa probabilité (p). Les catégories désignées par des lettres distinctes diffèrent les unes des autres dans le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn.

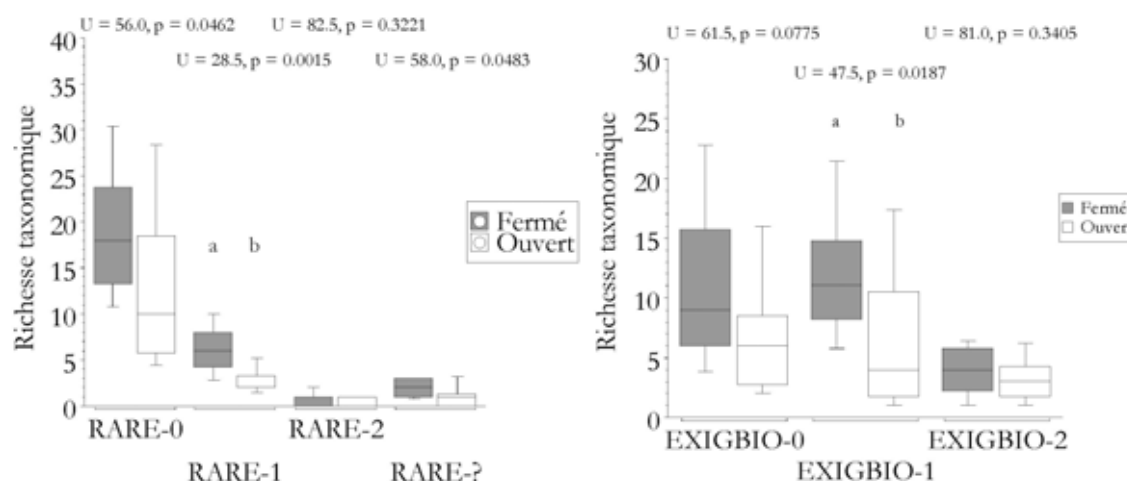


Figure 39. Statut de rareté et exigences biologiques des taxons distribués entre les sites ouverts (9 pièges) ou fermés (23 pièges). Les valeurs représentées sont la moyenne, les premiers et derniers quartiles et déciles. Le test statistique U de Mann-Whitney est donné avec sa probabilité (p). Les catégories désignées par des lettres distinctes diffèrent les unes des autres dans le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn.

Continuité temporelle du bois mort

Une bonne continuité du bois mort a été déterminée dans la moitié des stations soit 20 pièges, contre 12 situés dans des secteurs à discontinuités de bois mort.

Les pièges placés dans des sites à bonne continuité du bois mort sont significativement plus riches en espèces (mais le test *post hoc* n'a pas été significatif) tandis que l'abondance ne semble pas différer (Figure 40).

Un second résultat est particulièrement intéressant : la richesse spécifique au sein des deux plus fortes catégories de raretés est significativement plus élevée dans les sites à continuité de bois mort (Figure 41). Notons comme précédemment que cette tendance est suivie par l'ensemble des statuts de rareté et des exigences biologiques (relation significative pour les euryèces).

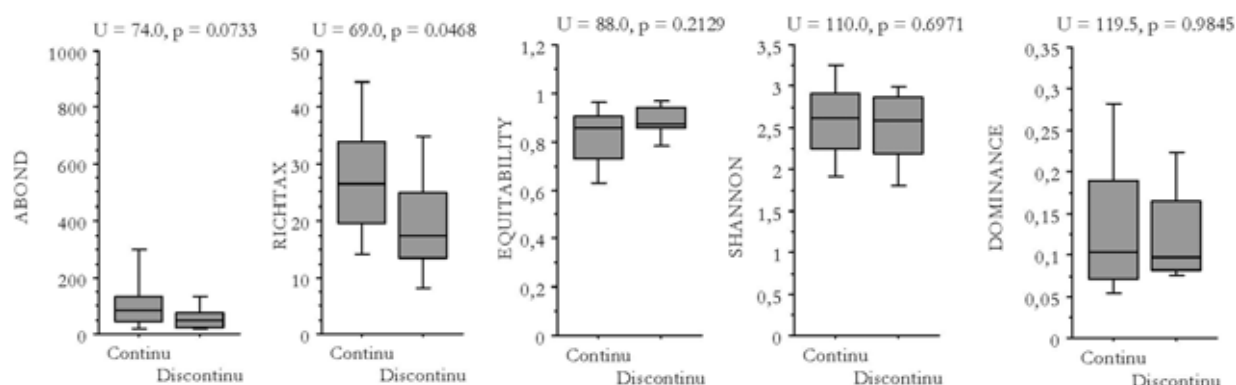


Figure 40. Abondance, richesse taxonomique et indices biologiques des communautés distribuées entre les sites à continuité de bois mort (20 pièges) ou à discontinuité (12 pièges). Les valeurs représentées sont la moyenne, les premiers et derniers quartiles et déciles. Le test U de Mann-Whitney est donné avec sa probabilité (p). Les catégories désignées par des lettres distinctes diffèrent les unes des autres dans le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn.

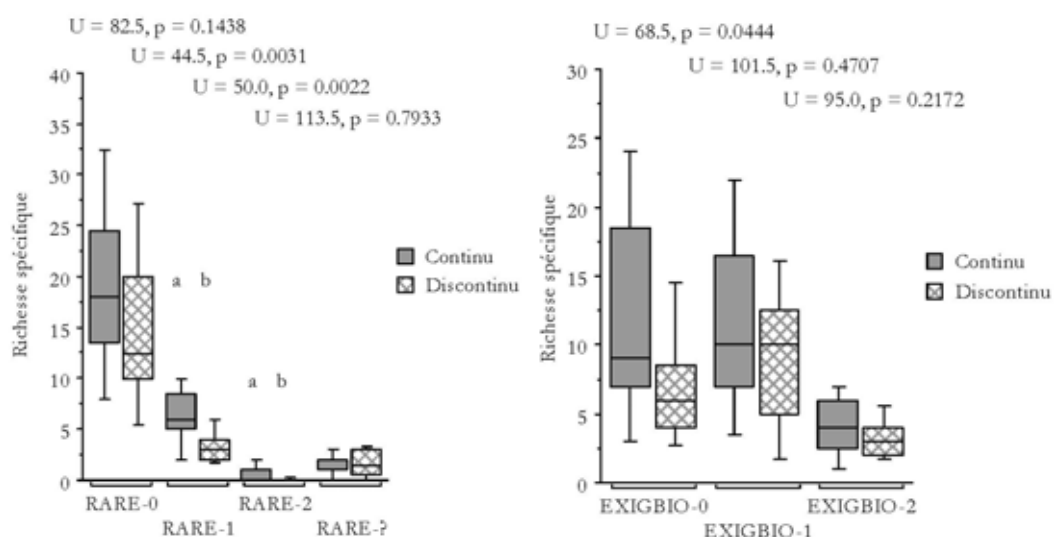


Figure 41. Statut de rareté et exigences biologiques des taxons distribués entre les sites à continuité de bois mort (20 pièges) ou à discontinuité (12 pièges). Les valeurs représentées sont la moyenne, les premiers et derniers quartiles et déciles. Le test U de Mann-Whitney est donné avec sa probabilité (p). Les catégories désignées par des lettres distinctes diffèrent les unes des autres dans le test *post hoc* de Bonferroni-Dunn.

3.4. *Analyse à l'échelle du stock de bois mort*

Relations entre variables environnementales

Les dix stocks de bois morts se répartissent le long de deux gradients majeurs révélés par l'analyse en composantes principales (PCA).

Le premier gradient, *de dimension-position*, combine deux dichotomies qui sont l'origine de la mort (naturelle-anthropique) et le contact ou non avec le sol avec un gradient de dimension (classes de diamètres). Il est nettement visible le long de l'axe 1 et persiste sur les axes 2 et 3 (Figure 42 et Figure 43).

Notons à propos des diamètres le regroupement dans la PCA, des classes de diamètres supérieures à 50 cm ce qui rend compte de l'existence dans les stocks de bois morts de trois catégories dimensionnelles : les petits fragments (D10-29), les fragments de diamètres moyens (D30-49) et les grands diamètres (D50-69 à D130-149). Les informations apportées par l'origine de la mort et le contact ou non avec le sol sont largement redondantes. Les pièces d'origine anthropique reposent en général au sol (billons, grosses branches et souches), tandis que les arbres morts naturellement sont très fréquemment debout.

Le type d'essence forme une dichotomie nette, orientée le long de l'axe 2 et qui suit sensiblement le gradient de dimension-position (Figure 44).

Le second gradient, *de désorganisation*, est inversé par rapport au premier et concerne principalement le plan des axes 1 et 2. Il associe l'avancement de la décomposition à l'évolution de la surface d'écorce et au type de pourriture (Figure 44). Il faut ici préciser que le type de pourriture ne représente une évolution de l'état des pièces de bois mort que dans deux directions : depuis l'absence de pourriture vers une carie blanche ou vers une pourriture rouge. Le bois va ensuite évoluer vers une carie mixte ou être complètement dominé par l'une ou l'autre des caries (rouge ou blanche).

Une validation des gradients de dimension-position et de désorganisation ainsi que de la dichotomie formée par le type d'essence est donnée par l'examen des corrélations de Pearson entre les variables environnementales à l'échelle de la station (c'est-à-dire du stock de bois mort) (Tableau 25).

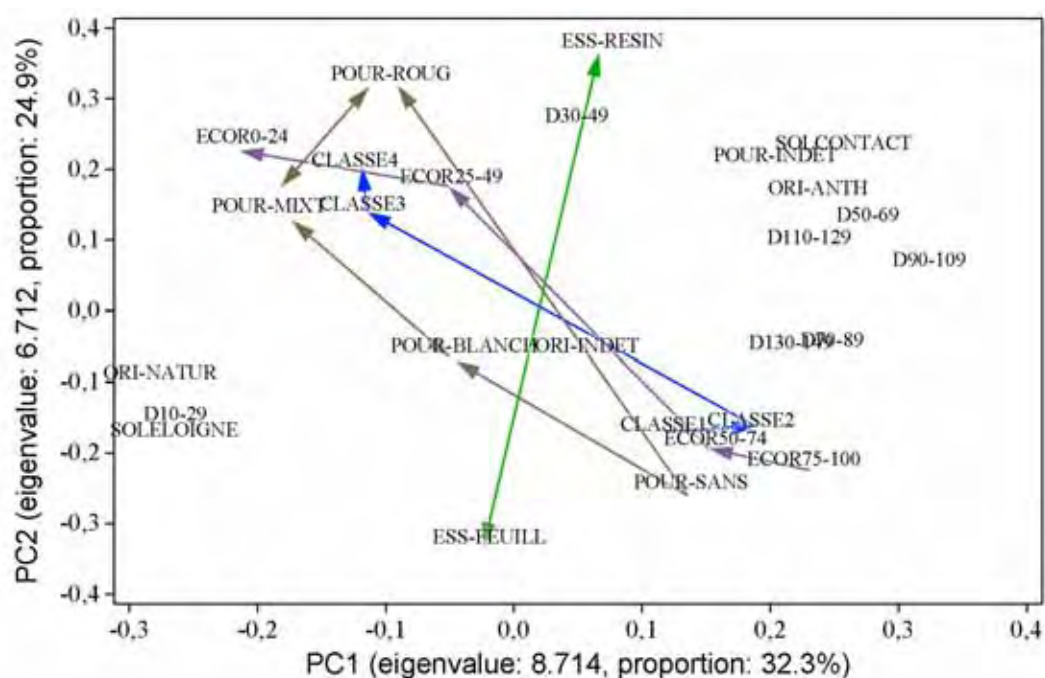


Figure 44. Ordination en composantes principales (PCA) des variables décrivant les stocks de bois mort des 10 stations. Les gradients et oppositions sont indiqués pour l'essence (vert), l'avancement de la décomposition (bleu), la surface d'écorce (violet) et le type de pourriture (marron). Les données ont été transformées par la méthode d'Hellinger.

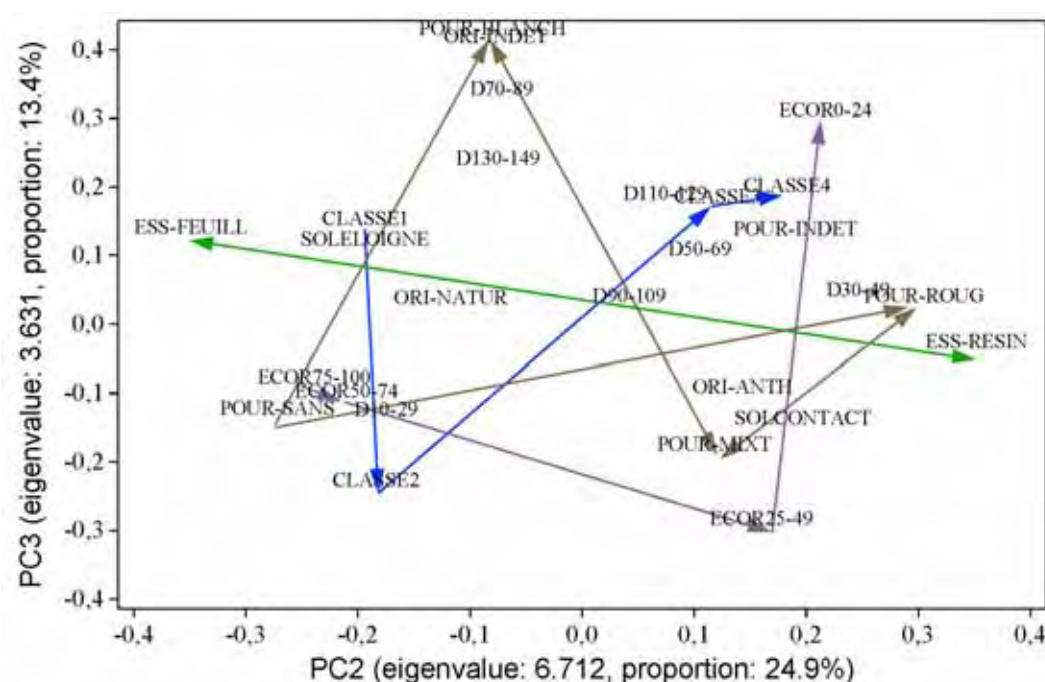


Figure 45. Ordination en composantes principales (PCA) des variables décrivant les stocks de bois mort des 10 stations. Les gradients et oppositions sont indiqués pour l'essence (vert), l'avancement de la décomposition (bleu), la surface d'écorce (violet) et le type de pourriture (marron). Les données ont été transformées par la méthode d'Hellinger.

Tableau 25 Corrélations de Pearson entre variables environnementales à l'échelles des stocks de bois mort (stations). Les variables sont transformées par la méthode d'Hellinger. En gris les corrélations significatives : * $p < 0,05\%$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$ (ns : non significatif).

	CLASSE1	CLASSE2	CLASSE3	CLASSE4	ORI-ANTH	ORI-INDET	ORI-NATUR	POUR-BLANCH	POUR-INDET	POUR-MIXT	POUR-ROUG	POUR-SANS	ESS-FEUIL
CLASSE2	0,437 ns												
CLASSE3	-0,270 ns	-0,225 ns											
CLASSE4	-0,419 ns	-0,903 *	-0,171 ns										
ORI-ANTH	-0,101 ns	0,109 ns	-0,469 ns	0,137 ns									
ORI-INDET	0,496 ns	0,033 ns	0,248 ns	-0,187 ns	-0,200 ns								
ORI-NATUR	0,106 ns	-0,140 ns	0,381 ns	-0,088 ns	-0,929 *	0,027 ns							
POUR-BLANCH	0,013 ns	-0,414 ns	0,010 ns	0,350 ns	-0,168 ns	0,606 ns	-0,008 ns						
POUR-INDET	0,023 ns	0,158 ns	0,217 ns	-0,137 ns	0,278 ns	0,193 ns	-0,438 ns	-0,237 ns					
POUR-MIXT	-0,686 *	-0,395 ns	0,226 ns	0,333 ns	0,050 ns	-0,533 ns	0,105 ns	-0,169 ns	-0,521 ns				
POUR-ROUG	-0,242 ns	-0,477 ns	0,406 ns	0,401 ns	-0,118 ns	-0,253 ns	0,200 ns	-0,383 ns	0,432 ns	0,153 ns			
POUR-SANS	0,754 *	0,852 *	-0,349 ns	-0,778 *	-0,102 ns	0,117 ns	0,107 ns	-0,315 ns	-0,005 ns	-0,588 ns	-0,466 ns		
ESS-FEUIL	0,241 ns	0,278 ns	-0,190 ns	-0,306 ns	-0,331 ns	0,357 ns	0,187 ns	0,478 ns	-0,485 ns	-0,170 ns	-0,861 *	0,401 ns	
ESS-RESIN	-0,255 ns	-0,353 ns	0,000 ns	0,454 ns	0,624 ns	-0,272 ns	-0,489 ns	-0,327 ns	0,464 ns	0,193 ns	0,684 *	-0,495 ns	-0,916 *
SOLELOIGNE	0,140 ns	-0,288 ns	0,200 ns	0,099 ns	-0,796 *	0,118 ns	0,823 *	0,219 ns	-0,666 *	0,222 ns	-0,094 ns	0,035 ns	0,506 ns
SOLCONTACT	-0,066 ns	0,268 ns	-0,336 ns	-0,036 ns	0,890 *	-0,219 ns	-0,839 *	-0,303 ns	0,514 ns	-0,113 ns	0,091 ns	-0,009 ns	-0,552 ns
D10-29	-0,182 ns	-0,200 ns	-0,152 ns	0,190 ns	-0,501 ns	-0,379 ns	0,637 *	0,027 ns	-0,873 *	0,530 ns	-0,202 ns	-0,022 ns	0,424 ns
D30-49	0,089 ns	0,092 ns	0,495 ns	-0,210 ns	0,052 ns	0,297 ns	-0,023 ns	-0,283 ns	0,611 ns	-0,154 ns	0,597 ns	-0,102 ns	-0,671 *
D50-69	-0,080 ns	0,110 ns	-0,110 ns	-0,023 ns	0,770 *	0,027 ns	-0,894 *	0,091 ns	0,503 ns	-0,194 ns	-0,163 ns	-0,092 ns	-0,179 ns
D70-89	0,335 ns	0,200 ns	0,005 ns	-0,229 ns	0,311 ns	0,611 ns	-0,556 ns	0,388 ns	0,507 ns	-0,630 ns	-0,391 ns	0,204 ns	0,306 ns
D90-109	0,220 ns	0,510 ns	-0,188 ns	-0,365 ns	0,589 ns	0,100 ns	-0,755 *	-0,144 ns	0,730 *	-0,558 ns	-0,130 ns	0,324 ns	-0,156 ns
D110-129	0,149 ns	0,177 ns	0,030 ns	-0,114 ns	0,526 ns	0,363 ns	-0,721 *	0,091 ns	0,484 ns	-0,158 ns	-0,123 ns	-0,038 ns	-0,043 ns
D130-149	0,674 *	0,126 ns	-0,473 ns	0,040 ns	0,286 ns	0,272 ns	-0,401 ns	0,155 ns	0,341 ns	-0,719 *	-0,116 ns	0,392 ns	0,059 ns
ECOR75-100	0,518 ns	0,633 ns	-0,707 *	-0,402 ns	0,351 ns	-0,055 ns	-0,382 ns	-0,113 ns	0,030 ns	-0,556 ns	-0,627 ns	0,763 *	0,426 ns
ECOR50-74	0,000 ns	0,577 ns	-0,141 ns	-0,545 ns	0,255 ns	-0,109 ns	-0,378 ns	-0,112 ns	-0,074 ns	0,013 ns	-0,717 *	0,422 ns	0,574 ns
ECOR25-49	-0,251 ns	0,275 ns	0,116 ns	-0,219 ns	0,059 ns	-0,206 ns	0,090 ns	-0,429 ns	0,067 ns	0,304 ns	0,294 ns	-0,061 ns	-0,458 ns
ECOR0-24	-0,393 ns	-0,861 *	0,595 ns	0,644 *	-0,373 ns	0,177 ns	0,350 ns	0,351 ns	0,022 ns	0,333 ns	0,640 *	-0,810 *	-0,359 ns

Tableau 25 (suite).

	ESS-RESIN	SOLELOIGNE	SOLCONTACT	D10-29	D30-49	D50-69	D70-89	D90-109	D110-129	D130-149	ECOR75-100	ECOR50-74	ECOR25-49
SOLELOIGNE	-0,624 ns												
SOLCONTACT	0,701 *	-0,960 *											
D10-29	-0,503 ns	0,789 *	-0,685 *										
D30-49	0,542 ns	-0,409 ns	0,355 ns	-0,626 ns									
D50-69	0,400 ns	-0,785 *	0,745 *	-0,732 *	0,045 ns								
D70-89	-0,110 ns	-0,363 ns	0,240 ns	-0,680 *	-0,007 ns	0,698 *							
D90-109	0,250 ns	-0,815 *	0,736 *	-0,831 *	0,224 ns	0,825 *	0,698 *						
D110-129	0,260 ns	-0,487 ns	0,472 ns	-0,660 *	0,232 ns	0,684 *	0,650 *	0,668 *					
D130-149	0,070 ns	-0,231 ns	0,264 ns	-0,447 ns	-0,131 ns	0,440 ns	0,612 ns	0,585 ns	0,438 ns				
ECOR75-100	-0,311 ns	-0,244 ns	0,282 ns	-0,116 ns	-0,463 ns	0,349 ns	0,446 ns	0,547 ns	0,129 ns	0,625 ns			
ECOR50-74	-0,457 ns	-0,125 ns	0,100 ns	0,000 ns	-0,485 ns	0,427 ns	0,433 ns	0,418 ns	0,361 ns	0,076 ns	0,600 ns		
ECOR25-49	0,315 ns	-0,289 ns	0,309 ns	-0,027 ns	0,610 ns	-0,275 ns	-0,574 ns	-0,105 ns	-0,143 ns	-0,595 ns	-0,384 ns	-0,305 ns	
ECOR0-24	0,300 ns	0,318 ns	-0,368 ns	0,067 ns	0,294 ns	-0,268 ns	-0,237 ns	-0,513 ns	-0,123 ns	-0,303 ns	-0,892 *	-0,695 *	0,001 ns

Relations entre variables environnementales et faunistiques

Vingt-quatre variables environnementales influentes sur les variables faunistiques ont été sélectionnées par régression pas-à-pas (Tableau 26). Les calculs de régressions linéaires montrent finalement des relations significatives pour seulement 15 d'entre-elles dont 8 avec un effet négatif et 7 avec un effet positif. Ces facteurs, qui expliquent un maximum de la variation sont détaillés ci-dessous.

Tableau 26. Influences des variables environnementales sur les caractères des coléoptères saproxyliques. Les premières variables significativement identifiées par la régression pas-à-pas sont données accompagnées de l'équation de régression linéaire. L'ordre des variables environnementales est celui du coefficient de détermination R^2 ajusté. T et p sont respectivement l'indicateur du test et sa signification ($*p < 0,05\%$, $**p < 0,01$, $***p < 0,001$, ns : non significatif).

Variable	Équation de régression linéaire	T	p	R^2 (ajusté)
Abondance (ABOND)	$Y = -84,7 + 317 \text{ ORI-NATUR}$	2,17	0,038*	10,7%
Richesse taxonomique (RICHTAX)	$Y = 2,44 + 36,3 \text{ ORI-NATUR}$	4,22	0,000***	35,1%
	$Y = 29,7 - 26,5 \text{ POUR-INDET}$	-2,40	0,023*	13,3%
	$Y = 40,1 - 27,5 \text{ POUR-BLANCH}$	-2,05	0,049*	9,4%
Essence hôte feuillue (EH-FEUILLE)	$Y = 0,406 + 0,325 \text{ ESS-FEUILLE}$	6,65	0,000***	56,6%
	$Y = 0,663 - 0,258 \text{ CLASSE2}$	-1,17	0,249 ns	1,2%
Essence hôte indifférente (EH-MIXT)	$Y = 0,608 - 0,393 \text{ POUR-ROUG}$	-4,64	0,000***	39,8%
	$Y = 0,534 - 0,000109 \text{ NTOT}$	-1,93	0,064 ns	8,0%
Essence hôte résineuse (EH-RESIN)	$Y = 0,806 - 0,444 \text{ ESS-FEUILLE}$	-6,68	0,000***	58,5%
	$Y = 0,545 + 0,187 \text{ POUR-SANS}$	0,85	0,400 ns	0,0%
Espèces urýèces (EXIGBIO-0)	$Y = 0,980 - 0,659 \text{ POUR-BLANCH}$	-4,25	0,000***	35,4%
	$Y = 0,502 + 0,00105 \text{ VTOT}$	2,24	0,033*	11,4%
	$Y = -0,150 + 0,832 \text{ SOLCONTACT}$	1,67	0,106 ns	5,4%
Espèces exigeantes (EXIGBIO-1)	$Y = 0,510 + 0,318 \text{ ESS-FEUILLE}$	4,12	0,000***	34,0%
	$Y = 0,724 - 0,199 \text{ POUR-SANS}$	-0,99	0,330 ns	0,0%
Espèces sténoèces (EXIGBIO-2)	$Y = 0,324 + 0,358 \text{ POUR-INDET}$	2,87	0,007**	18,9%
Détritiphages (GT-DETRIT)	$Y = -0,0472 + 0,00103 \text{ VTOT}$	4,46	0,000***	37,8%
	$Y = 0,112 - 0,410 \text{ D70-89}$	-3,47	0,002**	26,3%
	$Y = 0,310 - 0,358 \text{ CLASSE4}$	-1,82	0,079 ns	7,0%
	$Y = 0,156 - 0,371 \text{ D50-69}$	-1,80	0,083 ns	6,7%
Mycophages (GT-MYCO)	$Y = 0,503 - 0,479 \text{ POUR-INDET}$	-4,83	0,000***	41,8%
	$Y = 0,392 + 0,133 \text{ D70-89}$	0,70	0,487 ns	0,0%
Saproxylophages (GT-SAPRO)	$Y = 0,300 + 0,578 \text{ ORI-INDET}$	2,88	0,007**	19,0%
	$Y = 0,480 - 0,306 \text{ POUR-SANS}$	-1,65	0,109 ns	5,3%
Xylophages (GT-XYLO)	$Y = 1,00 - 0,757 \text{ POUR-BLANCH}$	-5,18	0,000***	45,4%
	$Y = 0,714 - 0,337 \text{ ESS-FEUILLE}$	-4,25	0,000***	35,5%
	$Y = 0,450 + 0,00124 \text{ VTOT}$	2,65	0,013*	16,3%
Zoophages (GT-ZOOPH)	$Y = 0,476 + 0,400 \text{ D90-109}$	2,22	0,034*	11,3%
	$Y = 0,484 + 0,0551 \text{ ESS-FEUILLE}$	0,87	0,393 ns	0,0%
Taxons banals (RARE-0)	$Y = 0,865 - 0,290 \text{ ORI-INDET}$	-3,98	0,000***	32,3%
	$Y = 0,817 + 0,262 \text{ D90-109}$	2,65	0,013*	16,3%
Taxons peu communs (RARE-1)	$Y = 0,696 - 0,772 \text{ Ecor50-74}$	-2,74	0,010*	17,4%
	$Y = 0,423 + 0,314 \text{ ORI-INDET}$	2,34	0,026*	12,6%
	$Y = 0,470 - 0,419 \text{ D110-129}$	-1,22	0,233 ns	1,5%
Taxons rares (RARE-2)	$Y = 0,0123 + 0,653 \text{ CLASSE1}$	4,37	0,000***	36,9%
	$Y = 0,0398 + 0,562 \text{ ORI-INDET}$	4,11	0,000***	33,9%
	$Y = 0,938 - 0,928 \text{ SOLCONTACT}$	-2,85	0,008*	18,6%

L'essence hôte conditionne une grande part de la richesse taxonomique. Très logiquement les coléoptères liés aux feuillus (EH-FEUIL) sont significativement et positivement liés au nombre de pièces de feuillus (ESS-FEUIL) tandis que les espèces des résineux (EH-RESIN) suivent une réaction opposée. La richesse taxonomique des xylophages (GT-XYLO) dépend essentiellement de 2 facteurs (relations négatives) qui sont le nombre de pièces avec une pourriture blanche (POUR-BLANCH) et le nombre de fragments de feuillus (ESS-FEUIL).

Du volume ou du nombre total de bois mort, seul le premier montre une relation significative. VTOT explique ainsi 37,8% de la variance ajustée de la richesse taxonomique des détritiphages (GT-DETRIT) et dans une moindre mesure les richesses taxonomiques des espèces euryèces (EXIGBIO-0) et des xylophages (GT-XYLO).

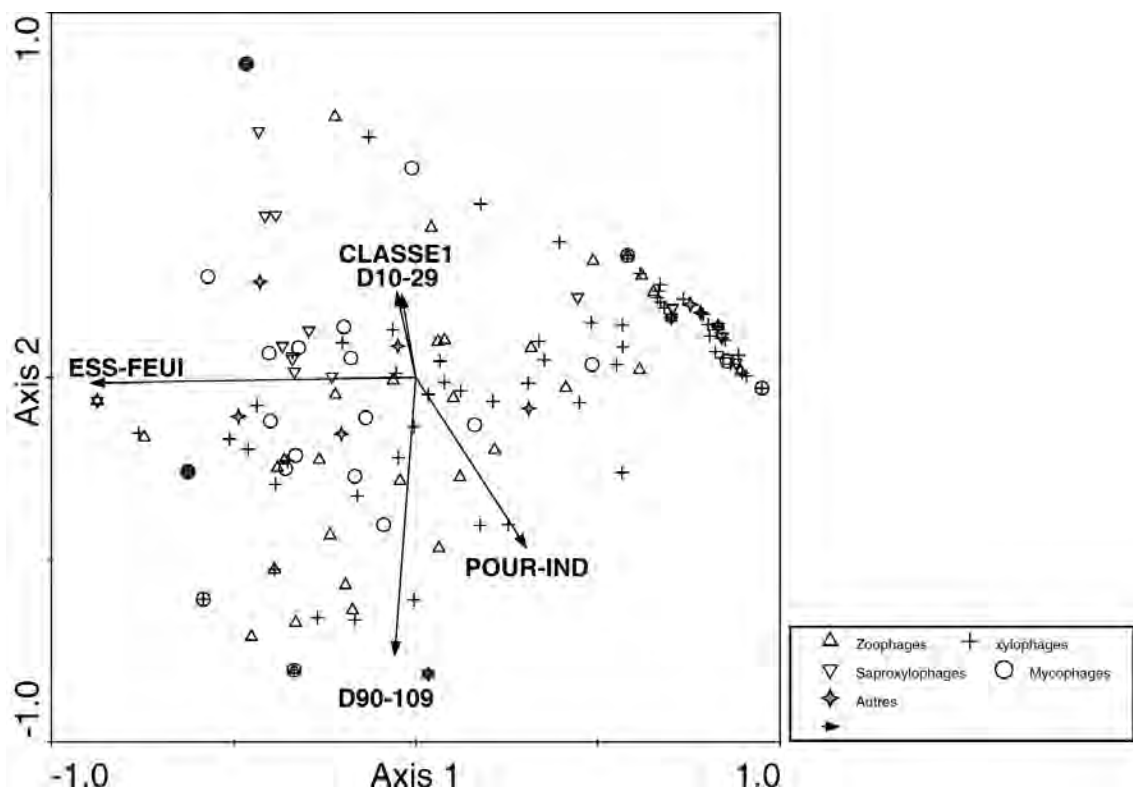


Figure 46. Biplot des taxons et des variables environnementales dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse canonique des correspondances (CCA). Les variables environnementales ont été retenues par sélection progressive (forward selection). Les données sont transformées par la méthode d'Hellinger. Valeurs propres : axe 1 : 0,513, axe 2 : 0,339. Valeur propre canonique totale : 1,602. Variance totale des relations entre espèces : 17,8%. Variance totale des relations entre espèces et variables environnementales 70,7%. Les secteurs géographiques et la présence d'attractif ont été intégré en tant que co-variables.

Rôle de l'environnement sur la composition des faunes de coléoptères saproxyliques

Les assemblages taxonomiques sont principalement influencés par 5 variables (Figure 46 et Figure 47). Ces variables retracent les gradients de dimension-position (D10-29 et D90-109) et de désorganisation (CLASSE1) ainsi que la dichotomie du type d'essence (ESS-FEUILLE) que nous avons défini à l'aide de la PCA. Les positions relatives de ces gradients diffèrent pourtant puisque l'opposition feuillus-résineux concerne l'axe 1 et faiblement l'axe 3 tandis que les deux gradients, sans effet sur l'axe 1, se confondent sur l'axe 2 et ne sont séparés que dans le plan défini par les axes 2 et 3.

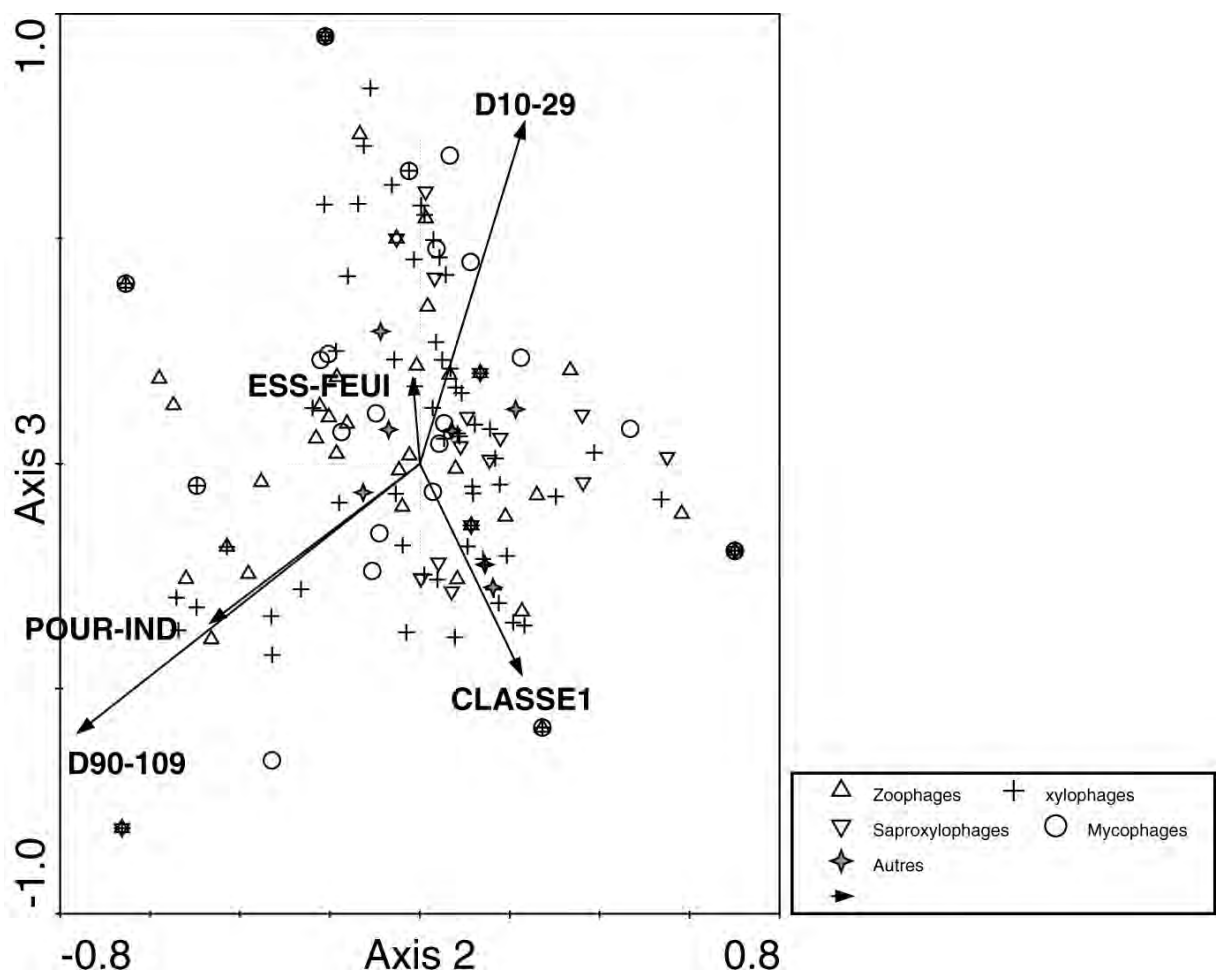


Figure 47. Biplot des taxons et des variables environnementales dans le plan des axes 2 et 3 de l'analyse canonique des correspondances (CCA). Les variables environnementales ont été retenues par sélection progressive (forward selection). Les données sont transformées par la méthode d'Hellinger. Valeurs propres : axe 2 : 0,339, axe 3 : 0,291. Valeur propre canonique totale : 1,602. Variance totale des relations entre espèces : 17,8%. Variance totale des relations entre espèces et variables environnementales 70,7%. Les secteurs géographiques et la présence d'attractif ont été intégré en tant que co-variables.

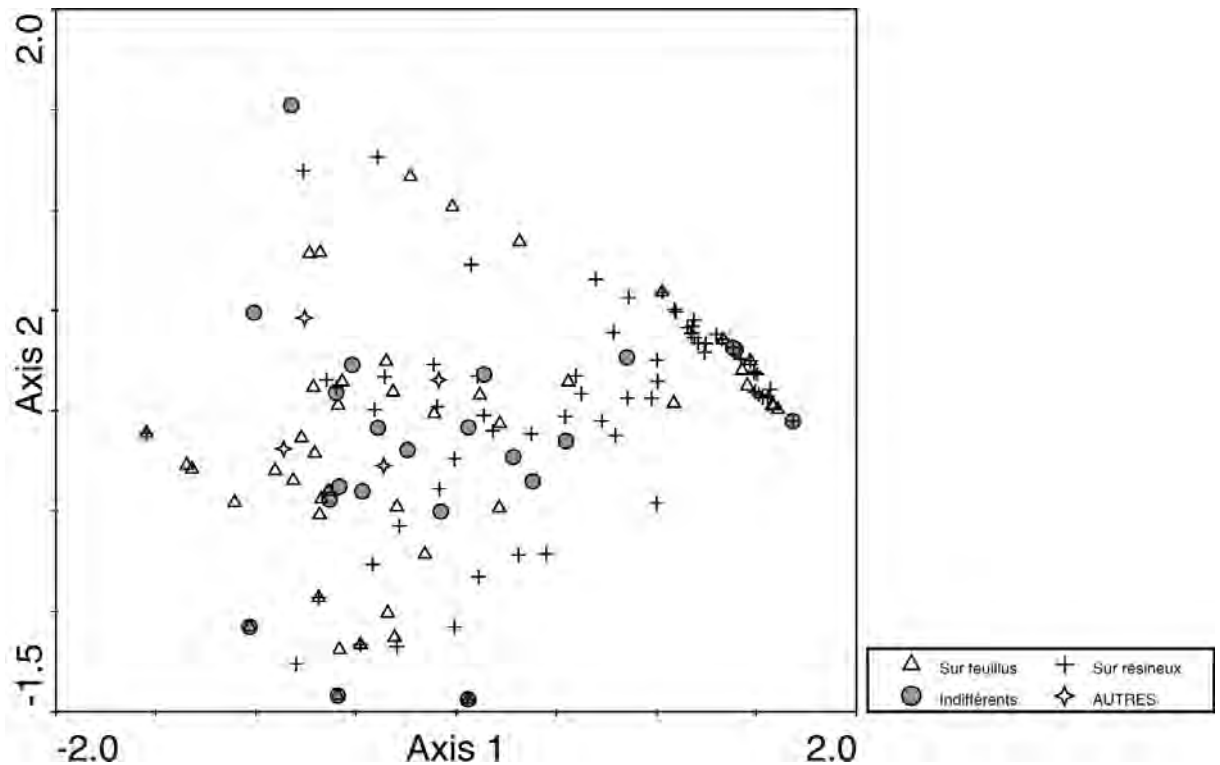


Figure 48. Biplot des taxons et des variables environnementales dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse canonique des correspondances (CCA). Les données sont transformées par la méthode d'Hellinger. Valeurs propres : axe 1 : 0,513, axe 2 : 0,339. Valeur propre canonique totale : 1,602. Variance totale des relations entre espèces : 17,8%. Variance totale des relations entre espèces et variables environnementales 70,7%. Les secteurs géographiques et la présence d'attractif ont été intégré en tant que co-variables.

La hiérarchisation des influences des variables environnementales sur la répartition des coléoptères saproxyliques peut donc se résumer ainsi : le type d'essence est primordial puis la répartition des taxons répond à une combinaison entre dimension-position et désorganisation.

La disposition des taxons distingués selon leur régime trophique concorde avec les résultats obtenus par régression linéaire. Les xylophages sont par exemple majoritairement opposés au facteur ESS-FEUILLE sur l'axe 1 (Figure 46). Cela est encore plus net en classant les taxons en fonction de leur essence hôte. Voir par exemple la position des espèces inféodées aux résineux sur l'axe 1 (Figure 48).

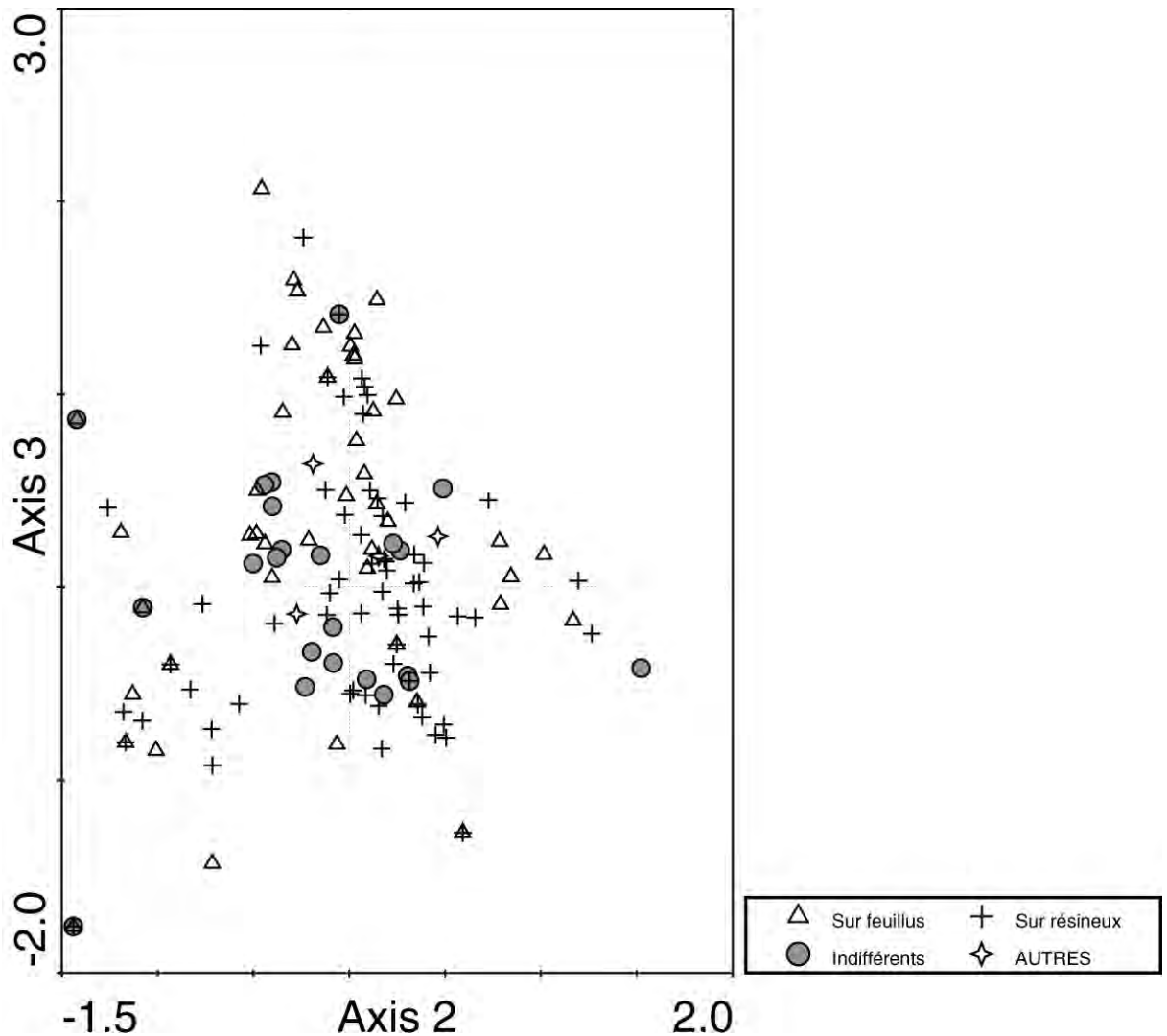


Figure 49. Biplot des taxons et des variables environnementales dans le plan des axes 2 et 3 de l'analyse canonique des correspondances (CCA). Les données sont transformées par la méthode d'Hellinger. Valeurs propres : axe 2 : 0,339, axe 3 : 0,291. Valeur propre canonique totale : 1,602. Variance totale des relations entre espèces : 17,8%. Variance totale des relations entre espèces et variables environnementales 70,7%. Les secteurs géographiques et la présence d'attractif ont été intégré en tant que co-variables.

Caractérisation des stations par les stocks de bois mort et les coléoptères saproxyliques

Les positions relatives des stations dans l'analyse de redondance (RDA) dépendent principalement de 5 variables environnementales qui, bien qu'en partie différentes de celles retenues par l'analyse précédente, retracent les mêmes gradients (Figure 51).

Comme nous l'avons vu auparavant, le type d'essence est primordial dans la partition des stations. Ce facteur s'exprime sur l'axe 1 et faiblement sur l'axe 2. il est

toutefois remarquable que le gradient de dimension-position soit inexistant sur l'axe 1, les influences des variables d'origine (ORI-NATUR) et de dimension (D10-29) étant opposées. Ce gradient apparaît sur l'axe 3 dont il forme l'essentiel de la valeur. Le gradient de désorganisation correspond à l'axe 2.

La très forte individualité des stations, qui avait déjà été montrée à l'aide des associations d'espèces, est confirmée par la RDA. L'opposition est par exemple très nette sur l'axe 1 entre les secteurs possédant une majorité de bois morts de résineux (Méolans) et les autres sites.

La RDA met enfin à jour des groupes d'espèces reliés à des gradients environnementaux et des groupes de stations. Dans le plan défini par les axes 1 et 2, nous retrouvons par exemple les espèces classiques de la hêtraie (*Ampedus melanurus* Mulsant & Guillebeau, *Anobium costatum* Aragona, *Cartodere nodifer* (Westwood), *Cerylon ferrugineum* Stephens, *Cis boleti* (Scopoli), *Ptilinus pectinicornis* (Linnaeus) et *Rhizophagus dispar* (Paykull)). Leur position dans ce plan est fortement influencée par la présence de feuillus (essentiellement le hêtre dans notre étude) et par l'origine anthropique des pièces de bois mort, conjointement à la présence de bois décomposés (Figure 51).

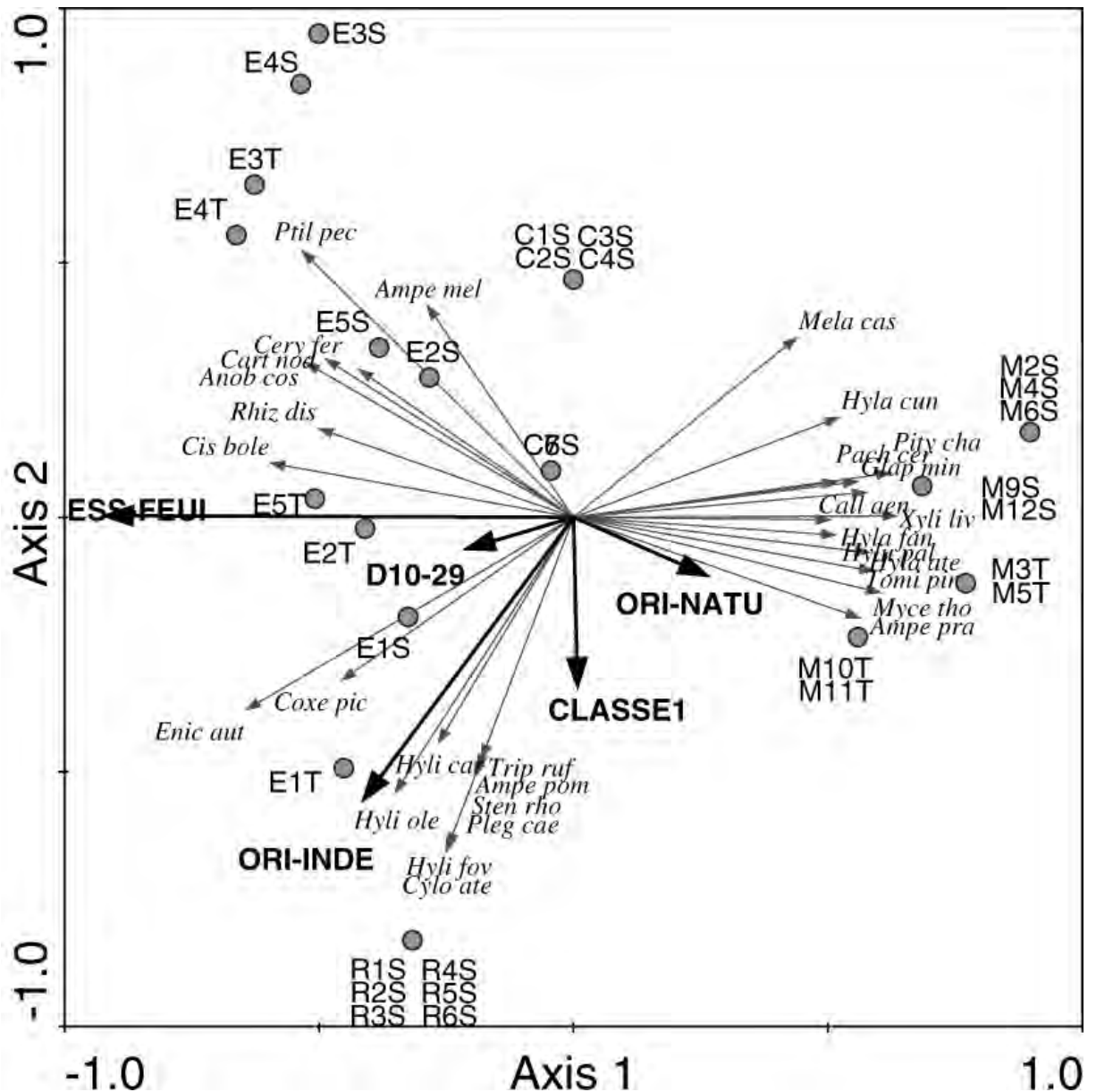


Figure 50. Triplot des taxons (flèches fines), des variables environnementales (flèches épaisses) et des pièges (cercles) dans les plans délimités par le 1^{er} et le 2nd axes de l'analyse de redondance (RDA). Les variables environnementales ont été retenues par sélection progressive (forward selection). Les espèces représentées sont celles ayant des scores inclus dans les 3 plus grands quartiles. Les données sont transformées par la méthode d'Hellinger. Valeurs propres : axe 1 : 0,147, axe 2 : 0,083. Valeur propre canonique totale : 0,336. Variance totale des relations entre espèces : 29,8%. Variance totale des relations entre espèces et variables environnementales 82,1%. Les secteurs géographiques et la présence d'attraitif ont été intégré en tant que co-variables.

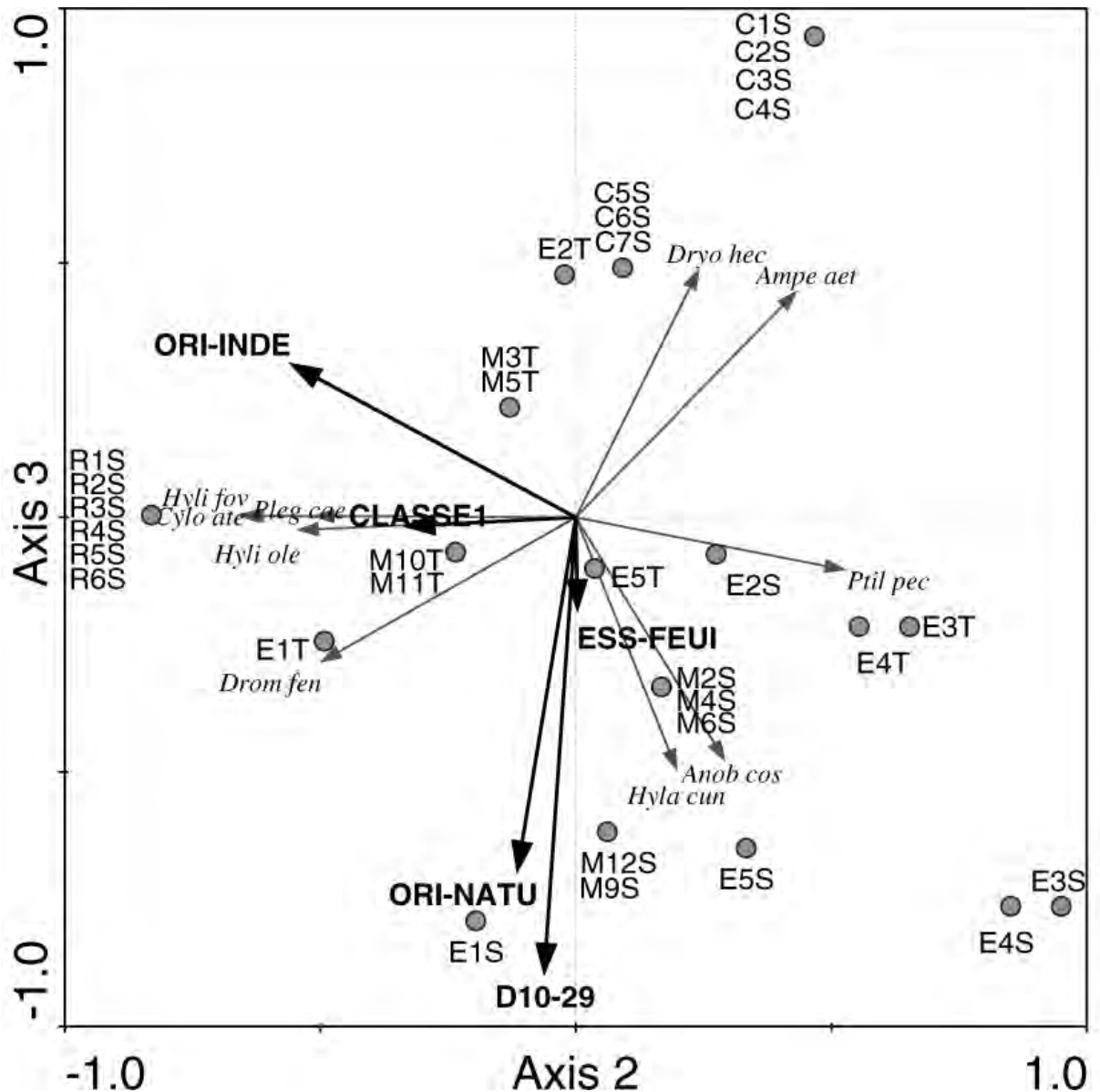


Figure 51. Triplot des taxons (flèches fines), des variables environnementales (flèches épaisses) et des pièges (cercles) dans les plans délimités par les 2nd et 3^{ème} axes de l'analyse de redondance (RDA). Les variables environnementales ont été retenues par sélection progressive (forward selection). Les espèces représentées sont celles ayant des scores inclus dans les 3 plus grands quartiles. Les données sont transformées par la méthode d'Hellinger. Valeurs propres : axe 2 : 0,083, axe 3 : 0,046. Valeur propre canonique totale : 0,336. Variance totale des relations entre espèces : 29,8%. Variance totale des relations entre espèces et variables environnementales 82,1%. Les secteurs géographiques et la présence d'attractif ont été intégré en tant que co-variables.

Discussion



Les arbres très âgés et de très grandes dimensions sont très rares en forêts gérées. Ils hébergent pourtant des communautés saproxyliques riches et spécifiques qui profitent là d'une interface durable entre les phases autotrophe et hétérotrophe du cycle forestier. Ce hêtre du massif des Bauges (Savoie) dépasse les 120 cm de diamètre à 130 cm de hauteur. © Dodelin B. 2006.

1. ASSOCIATIONS D'ESPÈCES

La première phase d'analyse a mis en évidence des associations d'espèces à l'échelle inter-forestière. D'autres associations, moins riches en espèces, existent également au niveau intra-forestier qui donnent une individualité aux forêts, individualité pouvant être importante comme dans le cas de la Charmette et de Méolans. La présence de communautés caractéristiques de types forestiers a été mise en évidence à de nombreuses occasions (Schaefer 1961; Dajoz 1966, 1990; Gärdenfors & Baranowski 1992; Callot 1995; Barbalat *et al.* 1997; Similä *et al.* 2002b). Un autre traitement de nos données avait déjà délimité trois groupes d'espèces (Dodelin 2006). Le premier rassemblait des espèces liées aux résineux (xylophages et leurs prédateurs). Le second et le troisième correspondaient à des espèces vivant sur les feuillus ou sans préférences pour l'essence (mycophages pour le second groupe et saproxylophages pour le troisième). Dans la présente analyse, les groupes d'espèces peuvent visiblement être expliqués par le secteur géographique et l'essence dominante, les sites dominés par les résineux étant particulièrement individualisés. Faire la distinction entre ces deux facteurs qui sont ici superposés, constitue un objectif à développer.

2. QUANTITÉS ET QUALITÉS DU BOIS MORT ET COMMUNAUTÉS DE COLÉOPTÈRES SAPROXYLIQUES

La richesse taxonomique et la composition des communautés sont des données essentielles pour le biologiste de la conservation et plus largement pour tout gestionnaire attentif à la préservation du patrimoine naturel. Les rapports entre ces paramètres et le bois mort sont explorés dans de nombreuses publications qu'il est intéressant de rapprocher de nos résultats.

Ås a montré qu'il existe une relation logarithmique positive entre la surface d'écorce et la richesse taxonomique des coléoptères saproxyliques corticaux (Ås 1993). Martikainen (2000) propose une relation positive entre le volume de bois mort et la richesse taxonomique des coléoptères saproxyliques, ce qui est vérifié par de nombreux autres auteurs (Økland *et al.* 1996; Jonsell *et al.* 1998). Endrestøl (2003) ajoute au volume total les facteurs *décomposition* et *connectivité spatiale* du bois mort, élément sur lequel nous

reviendrons. Il apparaît finalement que les facteurs expliquant la richesse taxonomique sont nombreux (Tableau 27 et Tableau 28).

Tableau 27. Principaux facteurs liés au bois mort ayant un effet sur la richesse taxonomique des coléoptères saproxyliques. Le signe de la relation est donné entre parenthèses. Nos commentaires sont donnés entre crochets.

Référence	Conditions expérimentales	Facteurs liés au bois mort les plus influents
(Ås 1993)	Tamissage de surfaces de troncs	Surface d'écorce (+)
(Fayt <i>et al.</i> 2006)	Piégeages et inventaire des bois morts	Volume total (+)
(Grove 2002c)	Piégeages et inventaire des bois morts	Volume total (+)
(Hammond <i>et al.</i> 2004)	Piégeages et élevages de types de bois morts contrôlés	Stade de décomposition (+)
(Jonsell <i>et al.</i> 2001)	Élevage de carpophores et inventaire des bois morts	Larges diamètres (+) Taille des carpophores (+)
(Kappes & Topp 2004)	Élevage de bois morts	Diamètres de taille moyenne (+)
(Martikainen <i>et al.</i> 2000)	Piégeages et inventaire des bois morts	Volume total (+)
(Økland <i>et al.</i> 1996)	Piégeages et inventaire des bois morts	Larges diamètres (+) Essence (+) Présence de polypores (+ ou -) Stade de décomposition (+) Volume total (+)
(Schiegg 2000b)	Élevage de bois mort d'essence prédéfinie (<i>Fagus sylvatica</i>)	Connectivité spatiale du bois mort à l'échelle de 150 m (+)
(Schiegg 2001)	Élevage de bois mort d'essence prédéfinie (<i>Fagus sylvatica</i>)	Dimensions (branche ou tronc) (+ ou -)
(Similä <i>et al.</i> 2003)	Piégeages et inventaire des bois morts	Diversité du bois mort (+ pour les Scolytes) Volume de bois mort récent (+ pour les Scolytes) [effet moindre]
(Sippola <i>et al.</i> 2002)	Piégeages et inventaire des bois morts	Disponibilité du bois mort (+)
(Sverdrup-Thygeson 2001)	Piégeages de carpophores et inventaire des bois morts	Nombre de pièces de grands diamètres en décomposition avancée (+) Volume de bois mort debout (+) [effet moindre]

Tableau 28. Principaux facteurs liés au bois mort ayant un effet sur la composition faunistique des communautés de coléoptères saproxyliques. Nos commentaires sont donnés entre crochets.

Référence	Conditions expérimentales	Facteurs liés au bois mort les plus influents
(Grove 2002c)	Piégeages et inventaire des bois morts	Diamètre des arbres vivants [facteur corrélé au diamètre des troncs morts] Volume total
(Hammond <i>et al.</i> 2001)	Élevages de types de bois morts contrôlés	Position au sol (souche, tronc au sol et chandelles)
(Hammond <i>et al.</i> 2004)	Piégeages et élevages de types de bois morts contrôlés	Position au sol
(Jonsell & Weslien 2003)	Piégeages de types de bois mort prédéfinis (souches hautes)	Position au sol
(Jonsell <i>et al.</i> 2004)	Piégeages de types de bois mort prédéfinis (souches hautes)	Origine de la mort Stade de décomposition Taille du diamètre Type d'essence
(Lindhe <i>et al.</i> 2005)	Piégeages de types de bois mort prédéfinis (souches hautes)	Taille du diamètre
(Martikainen 2001)	Piégeages et inventaire des bois morts	Dimensions des pièces (hauteur et diamètre) Surface d'écorce

Dans notre étude, l'origine naturelle de la mort est le facteur expliquant le mieux la richesse taxonomique des coléoptères saproxyliques et en partie leur distribution. L'essence, le degré de décomposition et la taille du diamètre ont des effets prédominants sur la composition des communautés. En revanche, le volume total paraît ne pas avoir l'emprise décrite dans la bibliographie. Økland *et al.* (1996) rappellent très justement que le volume total est une variable pouvant masquer les effets d'autres variables, rendues de fait très difficiles à isoler. Dans la pratique, il semble donc difficile de séparer les effets des quantités, qualité et continuité des bois morts sur les organismes saproxyliques du fait de l'inter-corrélation de ces facteurs (Økland *et al.* 1996; Siitonen 2001). Dans notre exemple, le volume total a été analysé distinctement des variables qualitatives sans que cela n'écarte complètement la question des inter-corrélations. L'origine naturelle de la mort par exemple, est un facteur inclus dans le gradient de dimension-position, gradient combinant l'origine de la mort aux dimensions et au degré de contact de la pièce avec le sol.

Nous avons observé qu'une grande diversité de caractères du stock de bois mort influe sur la richesse taxonomique totale ou sur la richesse taxonomique de groupes définis selon la rareté, l'exigence biologique, etc. Certains groupes d'espèces se répartissent le long d'un gradient de décomposition tandis que d'autres marquent une

nette préférence pour un type de pourriture, d'autre encore pour des classes de diamètres. Si une superposition des gradients définis par les variables environnementales existe bien, il s'y ajoute les différentes préférences écologiques des espèces. Hilt et Ammer (1994) ont par exemple observé plus d'espèces spécifiques de l'épicéa dans les branches d'épicéa et inversement, un maximum d'espèces spécifiques du chêne dans les grands fragments de chêne.

Si l'on en revient à la question soulevée avec le volume total, il faut noter que de nombreux auteurs avaient retenu ce paramètre pour son rôle présumé d'intégrateur des caractères du bois mort. Nous pouvons intuitivement imaginer une corrélation entre le volume (ou le nombre de pièces) de bois mort et la diversité des habitats, des ressources et donc finalement, de la capacité d'accueil du bois mort pour les coléoptères saproxyliques. Mais cette évidence est trompeuse. Similä *et al.* (2003) relèvent notamment que la diversité du bois mort (qui combine dans leur étude : l'essence, la position, le diamètre à 1 m 30 et la classe de décomposition) explique mieux la richesse spécifique que le volume total.

Le problème posé par le volume de bois mort procède donc d'un sens de lecture. Si l'on peut affirmer que la diversité des coléoptères saproxyliques reflète la diversité et l'ampleur des caractères du bois mort (Harding & Alexander 1994; Similä *et al.* 2003; Alexander 2004), la réciproque n'est pas toujours vraie. Ainsi, pour expliquer l'absence d'espèces malgré la présence d'habitats favorables, il semble nécessaire de se tourner vers un facteur d'ordre historique (Siitonen & Martikainen 1994; Pulliam 2000; Sverdrup-Thygeson & Lindenmayer 2003).

3. CONTINUITÉ TEMPORELLE DU BOIS MORT

La continuité historique du bois mort est très souvent avancée comme un facteur clé de la distribution des organismes saproxyliques (Økland 1994, 1996b; Nilsson & Baranowski 1997; Ohlson *et al.* 1997; Heilmann-Clausen & Christensen 2005).

La technique d'évaluation de la continuité que nous avons utilisé, le profil de bois mort, fut initialement développée par Stokland (2001). Nous en avons conservé le cadre (échelle spatiale, typologies et dimensions limites). Le test réalisé par Stokland sur

des champignons lignicoles montre que la variance des espèces rares (liste rouge) est principalement expliquée par le profil de bois mort (Stokland 2001). Nos données confirment ces résultats. D'une part la richesse taxonomique est plus forte dans les sites à forte continuité et d'autre part les espèces peu communes, rares ou euryèces répondent chacune positivement au profil de bois mort, c'est-à-dire à la continuité temporelle du bois mort. Différentes limites de volumes servant à qualifier la continuité avaient été testées par Stokland (2001). Le modèle « minimal », retenu par Stokland et qui a été utilisé dans notre analyse, ($1 \text{ m}^3/\text{ha}$ pour les classes de dégradation 1 et 2 et $3 \text{ m}^3/\text{ha}$ pour les classes 3 et 4) semble satisfaisant pour déterminer la continuité du bois mort. Nous n'avons pas pu aller aussi loin dans la typologie de la continuité du bois mort à l'aide de nos 10 stations (mais voir Dodelin *et al.* 2004). Ajouter des types de continuité supplémentaires revient en effet à réduire le nombre de stations par partition ce qui réduit la pertinence de comparaisons statistiques.

4. AMÉLIORATIONS MÉTHODOLOGIQUES

4.1. *Pression de piégeage*

La représentation des taxons par forêt, qui est liée au nombre de pièges installés, ne semble pas suffisante pour que la méthode Kendall W permette de dégager des associations à l'échelle de la forêt. Cette méthode a en effet regroupé des espèces parmi les plus abondantes et celles interceptées par un grand nombre de pièges. Étant donné les bons résultats obtenus par cette méthode avec les 32 pièges, il semble que l'emploi d'au moins une vingtaine de pièges par forêt permettrait de mieux détailler les associations intra-forestières. De même, les associations mises en évidence par les classifications hiérarchiques et l'analyse des correspondances, sont fortement influencées dans beaucoup de cas par les taxons rares dans l'échantillon, c'est à dire représentés par peu d'individus et localisés dans un ou deux pièges. Pour mieux asseoir les associations de coléoptères saproxyliques, il faudrait, comme pour la méthode Kendall W , placer davantage de pièges de manière à augmenter la représentation des espèces actuellement perçues comme rares et localisées dans notre jeu de données.

L'augmentation de la densité des pièges doit s'accompagner d'une multiplication du nombre de stations (c'est à dire de sites d'inventaire de bois mort). Notre plan

d'échantillonnage était conçu avec l'objectif de confronter les caractères des bois mort et les communautés de coléoptères saproxyliques. Nous avons pour cela fait correspondre aux pièges d'une même station les variables environnementales de cette station. Le cas de la forêt de Rhonne pose ainsi problème dans la mesure où une seule station correspond aux 6 pièges. Ceci réduit de fait la possibilité de distinguer les différentes communautés observées dans cette forêt (voir la position des pièges de la forêt de Rhonne dans l'analyse de redondance p 105).

La question du nombre de pièges par station doit également être posée. Nous avons travaillé avec des densités de pièges allant de 2 à 6 par station ce qui semble trop faible comme nous l'avons vu avec la recherche des associations d'espèces. Mais dans le même temps cela a permis de caractériser nombre de propriétés du système formé par les coléoptères saproxylique et le stock de bois. Økland *et al.* (1996) ont travaillé à partir de 49 stations contenant chacune 10 pièges VIM sur 0,16 ha. Martikainen *et al.* (1996) ont comparé 60 sites à l'aide de 5 pièges VIM par site de 0,09 ha. Similä *et al.* (2002a) ont utilisé 145 pièges pour comparer 23 forêts. Bouget (2005a) a placé 1 à 2 pièges vitres (un seul panneau) par trouée de chablis (62 pièges pour 50 sites). Citons enfin Welti (1998) qui a utilisé 4 pièges par site sur 5 sites. Le nombre de piège employé dépend finalement de la précision souhaitée et des moyens disponibles pour le tri et l'identification. Nous avons récemment réalisé des piégeages basés sur 4 pièges VIM par station ce qui pourrait être un compromis intéressant entre un investissement réduit et une variation intra-stationnelle basse. Nous concluons sur le besoin urgent qu'il y a d'entreprendre une étude de grande ampleur permettant de clarifier la question de la densité de pièges nécessaire pour échantillonner telle ou telle proportion de la richesse totale des coléoptères saproxyliques d'un site.

4.2. Inventaire du bois mort

L'inventaire du bois mort, tel que réalisé dans ce travail, satisfait à la fois au besoin d'un apport conséquent d'informations fiables et à un faible coût de revient. Son amélioration est envisageable au niveau des mesures et de la typologie.

Une évaluation plus précise des quantités et des qualités de habitats est envisageable par une prise en compte des portions homogènes sur chaque morceau de bois mort alors que chaque pièce a été considérée globalement dans notre travail. Les

grandes pièces présentent en effet très souvent des degrés divers de pourriture, de surfaces d'écorces, etc. Si la méthode des portions homogènes est utilisée dans certaines études (Ståhl *et al.* 2001; Genot 2005), certaines modalités pratiques restent encore à définir (comment savoir facilement par exemple à quel niveau du tronc le type de carie change ?). Il faut également pouvoir tenir compte du fait que la pièce est en un seul tenant mais avec plusieurs portions homogènes ou inversement que les portions homogènes sont physiquement distinctes.

Le rapport à l'hectare des mesures a dû être corrigé dans notre travail pour atténuer le biais lié à la faible largeur du transect relativement aux longueurs des pièces de bois mesurées. L'inventaire de bois mort suivant la méthode du transect linéaire (line intercept sampling) est une solution intéressante pour éviter ce type de biais lié aux surfaces d'inventaires. De plus, elle permet d'économiser la mesure de la longueur des pièces ce qui est significatif en terme de coût d'inventaire (Bruciamacchie M. 2005a). Son principal défaut est de ne pas pouvoir traiter des pièces de très faible « taille horizontale » comme les souches ou les arbres morts debout dont les probabilités d'être interceptées sont très faibles et les volumes convertis à l'hectare disproportionnés.

Notre typologie du bois mort peut être améliorée sur deux points. Premièrement, la typologie des pourritures devra être adaptée aux bois de feuillus. La classification en pourritures rouges, mixtes et blanche correspond assez bien aux résineux mais reste trop sommaire et générale pour les feuillus et particulièrement pour le hêtre qui présente des formes de pourriture relativement spécifiques (blanche, grise, noire et rouge pour ne citer que des caractères très généraux). En second lieu, la transition entre les classes de décomposition 1 et 2 nécessite d'être détaillée afin de mieux correspondre aux écologies des organismes saproxyliques. Des propositions ont été faites en ce sens lors de la mise en place de la Nordic Database (Siitonen, com. pers. 2005). Nous définissons donc 3 nouvelles classes de décomposition en remplacement de la classe 1 :

- Classe 1A : Arbre dont la mort est très récente avec des feuilles séchées et des branches fines encore présentes. Écorce solidement attachée ne se retirant qu'avec l'aide d'un outil. La classe 1A voit se développer très rapidement les

coléoptères foreurs (scolytes) et leurs commensaux (colonisation souvent massive).

- Classe 1B : L'interface écorce-arbre est particulièrement humide, l'écorce se détachant ou restant fixée au tronc par les mycéliums. Bactéries et champignons provoquent d'importantes fermentations et décompositions corticales. Le bois n'est pas attaqué par les champignons tandis que l'écorce n'est que rarement utilisée par des insectes xylophages. Cette situation concerne principalement les feuillus.
- Classe 1C : L'arbre n'est pas (n'est plus) massivement colonisé par les organismes xylophages (cas typique des suites d'une mort lente par exemple de résineux poussant en conditions très difficiles). L'écorce s'assèche sur place et ne reste que faiblement attachée au bois indemne d'attaque fongique. Les organismes liés à la classe 1C sont spécialisés et apprécient les matériaux déshydratés (sciures de bois, bois ou écorce secs). Citons par exemple *Bius thoracicus* (Fabricius) (Tenebrionidae) ou le genre *Acmaeops* (Cerambycidae), *Lacon fasciatus* (Linnaeus) (Elateridae) (Dodelin & Leseigneur 2007), *Buprestis rustica* Linnaeus (Buprestidae), la plupart des Anobiidae et Dermestidae, etc.

La classe 2 débute avec les attaques de champignons sur les couches supérieures de l'aubier.

Dans les forêts à conditions écologiques difficiles (haute altitude, sécheresse...) les bois écorcés et non pourris de la classe 1C sont nombreux mais ne sont pas nécessairement morts récemment. La classe 1C décrit très convenablement ces éléments nommés Kelo en Finlande et qui peuvent persister sur des périodes supérieures à 1 000 ans. Cette classe est également adaptée aux tiges de hêtre mortes au sein d'un taillis et restant longtemps sèches debout. Une fois au sol, leurs classes de décomposition 2 et 3 sont très courtes car le bois, rapidement envahi par les champignons, passe directement en classe 4.

4.3. *Vers un « indice de bois mort »*

Aussi intéressante qu'elle puisse être, la méthode du profil de bois mort ne rend pas pleinement compte de l'information portée par l'ensemble des caractères du stock de bois mort. Pourtant, il est problématique et coûteux de réaliser des inventaires lourds (c'est-à-dire très détaillés) pour collecter toute cette information dont une grande part sera masquée par des inter-corrélations.

Des propositions existent d'indices synthétiques reflétant les propriétés du bois mort. Certaines concernent une continuité historique du bois mort largement évoquée ci-dessus (Stokland 2001; Sverdrup-Thygeson 2001; Dodelin *et al.* 2004; Heilmann-Clausen & Christensen 2005). D'autres rendent compte de la diversité typologique du bois mort (Økland *et al.* 1996; Martikainen *et al.* 2000; Siitonen *et al.* 2000; Hammond *et al.* 2001; Sverdrup-Thygeson 2002; Similä *et al.* 2003).

Le développement d'un *indice de bois mort* qui puisse refléter la continuité et la diversité du bois mort est un objectif séduisant dont l'intérêt opérationnel est certain (Hammond *et al.* 2001).

L'indice de bois mort pourra se baser sur la représentation dans le stock de bois mort de types de bois morts clés. Ceci implique une sélection parmi les variables inter-corrélées, de paramètres retranscrivant l'information originelle sans être redondants ni complexes à relever sur le terrain. Nous avons par exemple montré la forte similitude entre les distributions des classes de diamètres supérieurs à 50 cm tandis que les classes 10-29 cm et 30-49 cm se démarquaient nettement. Peut-être est-il pertinent pour simplifier l'inventaire des bois morts de n'utiliser que trois classes de diamètres (10-29 cm ; 30-49 cm et > 50 cm). La réduction des facteurs mesurés pourra également et vraisemblablement concorder avec les trois gradients dont nous avons démontré l'existence (dimension-position, désorganisation, essence). Des variables telles que la classe de décomposition, le type de pourriture et la surface d'écorce pourraient par exemple être combinées en un état général de décomposition (voir à ce sujet les nombreuses typologies de la décomposition du bois répertoriées dans le paragraphe matériel et méthodes p 41).

L'indice de bois mort devra enfin pouvoir intégrer des seuils limites, définis en relation avec les propriétés des communautés de coléoptères saproxyliques et ajustables en fonction d'objectifs de gestion.

Conclusion



Rhagium bifasciatum Fabricius (Cerambycidae) sur un tronc d'épicéa en classe de décomposition 2. Le rôle des coléoptères saproxyliques ne se limite pas à la désorganisation directe du bois. Ces insectes sont également impliqués dans la dissémination de champignons lignicoles et dans les chaînes alimentaires du compartiment hétérotrophe, sujets de recherche peu souvent pris en compte. © Dodelin B. 2006.

L'écosystème forestier se développe suivant une alternance de processus autotrophes puis hétérotrophes (Franklin *et al.* 1987; André J. 1997a). Le bouclage des cycles de matières au cours de la phase hétérotrophe, c'est à dire le recyclage des matériaux et leur remise à disposition pour le vivant relève de l'activité des deux groupes essentiels en termes d'abondance, de diversité et de fonctions écologiques que sont les champignons et les insectes et en particulier les coléoptères saproxyliques (Harmon *et al.* 1986; Harmon *et al.* 1994; Dajoz 1998; Boddy 2001; Vallauri *et al.* 2005).

Parce qu'ils nouent des relations écologiques fortes avec le bois mort, les coléoptères saproxyliques réagissent aux modifications des milieux forestiers, notamment sous l'effet de la gestion par l'Homme. Certaines espèces ou certains groupes se trouvent alors favorisés par l'abandon de rémanents de coupe tandis que d'autres voient leurs habitats se réduire ou disparaître (Speight 1989; Väisänen *et al.* 1993; Kaila *et al.* 1997; Grove 2002b; Hyvärinen *et al.* 2005; Selonen *et al.* 2005). Les interrelations complexes au sein du compartiment hétérotrophe, le rôle de chaque maillons des chaînes de désorganisation et les menaces d'extinctions biologiques et fonctionnelles (Didham *et al.* 1996) incitent à mieux prendre en compte le compartiment hétérotrophe et ses composantes dans la gestion forestière (André J. 1997b).

L'objectif premier de ce travail fut de documenter et d'analyser par une approche à l'échelle du stock de bois mort, les relations autécologiques et synécologiques s'établissant entre les coléoptères saproxyliques et leurs habitats (les types de bois mort) au sein de trois types forestiers des Alpes. Parallèlement, cela a permis de développer deux bases de données qui, en 2006, rassemblent pour l'une des informations géographiques, écologiques et biologiques sur plus de 500 espèces de coléoptères saproxyliques alpins et plus d'un millier d'espèces saproxyliques françaises. L'autre concerne les stocks de bois morts d'une vingtaine de forêts alpines. Un réseau de sites d'étude a de fait été créé avec pour certaines forêts des suivis reconduits d'une année sur l'autre comme à Méolans où trois ans de piégeages ont déjà été réalisés.

Nous avons abordé l'hypothèse d'une organisation des coléoptères saproxyliques en communautés d'espèces dont les paramètres (abondances individuelles, richesse spécifiques, composition, etc.) seraient reliés aux caractères du stock de bois mort. Ce postulat a été en grande partie vérifié et la forte individualité des communautés au sein de chaque forêt est remarquable.

Trois facteurs environnementaux majeurs conditionnent les assemblages de coléoptères saproxyliques. Il s'agit dans l'ordre d'importance : d'une dichotomie entre essences feuillue et résineuse, d'un gradient de dimension-position (combinant taille, origine de la mort et position vis-à-vis du sol, ces deux derniers paramètres étant fortement liés) et enfin d'un gradient de désorganisation du bois (regroupant surface d'écorce, classe de décomposition et type de pourriture).

La continuité historique du bois mort, estimée par la méthode du profil de bois mort, a un impact significatif sur la diversité des taxons les plus rares, ce qui confirme de nombreuses observations publiées et vient alimenter le débat sur l'impact à long terme de l'exploitation forestière sur la biodiversité.

Les connaissances sur l'écologie et la biologie de chacune des espèces de coléoptères saproxyliques restent malgré tout fragmentaires en France et, bien que nous ayons proposé ici certaines voies d'interprétation, de nombreuses questions subsistent. Par exemple quel est l'intérêt des bois morts de petits diamètres (< 10 cm) qui n'ont pas été inclus dans notre analyse et qui n'ont pas disparu des forêts gérées (Siitonen 2001) ? Combien existe-t-il de sous-systèmes dans le complexe saproxylique et comment s'organisent-ils (Haila 1994) ? Quels sont les capacités et les modes de dispersion des coléoptères saproxyliques ?

Le statut de bio-indicateurs que les coléoptères saproxyliques se voient actuellement attribuer impose que ces animaux soient connus avec précision. Une évaluation patrimoniale et de l'état écologique de la forêt est-elle recevable lorsqu'elle est construite à partir d'animaux liés au compartiment hétérotrophe ? Ou en d'autres termes, jusqu'à quel point l'état du compartiment hétérotrophe reflète-t-il celui de la forêt ? Que dire des espèces rares dont le statut de rareté dépend directement de la pression d'observation ? Quels coléoptères sont saproxyliques en France ? Cette dernière question pourrait surprendre. Il n'existe pourtant pas actuellement de liste de référence pour ces espèces, les quelques listes partielles mises à part (pour les espèces rares voir Brustel 2002 ainsi que la liste des espèces donnée en annexe de ce travail). Une première priorité sera de compléter la base de données mise en place dans notre étude en l'agréant d'informations écologiques géographiquement référencées. Cette proposition de recherche est tout à fait en phase avec les objectifs de la Nordic Database. Par ailleurs, nous travaillons conjointement avec cette équipe depuis la mise

en place du programme en 2004. La méthodologie est éprouvée et consiste principalement en une revue systématique de la littérature spécialisée à la recherche des informations originales sur les aspects d'écologie et de biologie des espèces. Les informations sont ensuite saisies, synthétisées et expertisées. L'usage d'une telle base de données permet de fournir des indications très précises sur les espèces et ainsi de documenter des recherches scientifiques ou encore formuler des recommandations de gestion très précises (Gårdenfors & Baranowski 1992; Jonsell *et al.* 1998; Dahlberg & Stokland 2004). Ce type de projet existe en Allemagne (Schmidl & Bussler 2004) mais semble faire défaut dans les pays du sud de l'Europe ce qui représente une forte opportunité développement. Un autre objectif pourra être la mise en place d'une liste rouge pour les coléoptères saproxyliques alpins. De telles listes rouges existent en Europe (Allemagne, Autriche, Danemark, Suède...) tandis que la Suisse possède son propre programme sur quatre familles qui est coordonné par Barbalat (www.unine.ch/cscf/PROJETS/lr/xylo/f/welcome.html). Le lien entre la base de données biologiques et écologiques et la création de listes rouges n'est pas à démontrer, la base de données rassemblant tout les éléments indispensables à la liste rouge.

Les coléoptères saproxyliques sont enfin de très intéressants modèles biologiques situés à l'interface entre le bois mort (écologie forestière) et toute une diversité d'organismes hétérotrophes (biologie des populations). Ils s'inscrivent au sein de problématiques écologiques pertinentes comme celle des populations fragmentées liées à des ressources et des habitats éphémères sur le court terme (Ås 1993; Andrén 1994; Didham *et al.* 1996; Komonen *et al.* 2000; Rukke 2000). Le fonctionnement de certaines méta-populations de coléoptères saproxyliques est d'ailleurs particulièrement étudié (Komonen *et al.* 2000; Jonsson M. 2002; Jonsell *et al.* 2003). Nous avons volontairement placé notre recherche dans le champ de l'écologie avec un objectif appliqué. Notre modèle d'étude se prête pourtant à une interprétation plus théorique, par exemple en utilisant le concept de niche écologique (en tant qu'ensemble des besoins requis par un organisme). Cet aspect fera l'objet de prochaines publications.

Bibliographie

- Aberlenc H.P. 1987.** Premier supplément à l'inventaire de J. Balazuc (1984). *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon* **56**: 320-349.
- Aberlenc H.P. 1996.** Deuxième supplément à l'inventaire de J. Balazuc (1984). *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon* **65**: 113-152.
- Alban D.H., Pastor J. 1993.** Decomposition of aspen, spruce, and pine boles on two sites in Minnesota. *Canadian Journal of Forest Research* **23**: 1744-1749.
- Albrecht L. 1991.** [The importance of dead woody material in forests]. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **110**: 106-113.
- Alexander K.N.A. 2004.** *Revision of the Index of Ecological Continuity as Used of saproxylic beetles*. English Nature Research Reports, Peterborough, 60 p.
- Allemand R. 1993.** Les *Nacerdes* ouest-paléarctiques du sous-genre *Xanthochroa* Schmidt, notes taxonomiques et commentaires sur La faune française (Coleoptera, Oedemeridae). *Bulletin de la Société entomologique de France* **98**: 5-14.
- Allemand R., Aberlenc H.P. 1991.** Une méthode efficace d'échantillonnage de l'entomofaune des frondaisons : le piège attractif aérien. *Bulletin de la Société entomologique Suisse* **64**: 293-305.
- Allemand R., Constantin R., Brustel H. 1999.** Inventaire commenté des Lycidae de la faune de France. Redécouverte de *Benibotarus alternatus* dans les Pyrénées. (Coleoptera, Cantharoidea). *Bulletin de la Société entomologique de France* **104**: 91-100.
- André H.M., Ducarme X., Lebrun P. 2002.** Soil biodiversity: myth, reality or conning? *Oikos* **96**: 3-24.
- André J. 1997a.** La phase hétérotrophe du cycle sylvigénétique. *Dossiers de l'environnement, INRA* **15**: 87-99.
- André J. 1997b.** La protection des systèmes forestiers de leurs espèces structurantes aux processus hétérotrophes. *Ecologie* **28**: 85-89.
- André H. 1994.** Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos* **71**: 355-366.
- Andrew N.R., Huges L. 2004.** Species diversity and structure of phytophagous beetle assemblages along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Ecological Entomology* **29**: 527-542.
- Anonyme 1991.** *Catalogue des Coléoptères de l'Ile de France. Fasc. II : Bupresidae, Elateridae, Throscidae, Cerophytidae, Eucnemidae*. ACOREP, Paris, 52 p.
- Araya K. 1993.** Relationship between the decay types of dead wood and occurrence of Lucanid beetles (Coleoptera: Lucanidae). *Applied Entomology and Zoology* **28**: 27-33.
- Ardoin P. 1958.** Contribution à l'étude des Helopinae de France (Col. Tenebrionidae). *Annales de la Société entomologique de France* **127**: 9-47.
- Arnould P., Hotyat M., Simon L. 1997.** *Les forêts d'Europe*. Nathan, Paris, 413 p.

- Ås S. 1993.** Are habitat islands islands? Woodliving beetles (Coleoptera) in deciduous forest fragments in boreal forest. *Ecography* **16**: 219-228.
- Audisio P. 1993.** *Fauna d'Italia. Coleoptera Nitidulidae - Kateretidae*. Calderini, Bologna, 971 p.
- Balachowsky A. 1949.** *Faune de France n°50 Coléoptères Scolytides*. Le Chevalier, Paris, 319 p.
- Balazuc J. 1984.** *Coléoptères de l'Ardèche*. Société linnéenne de Lyon, Lyon, 334 p.
- Balmford A., Bruner A., Cooper P., Costanza R., Farber S., Green R.E., Jenkins M., Jefferiss P., Jessamy V., Madden J., Munro K., Myers N., Naeem S., Paavola J., Rayment M., Rosendo S., Roughgarden J., Trumper K., Turner R.K. 2002.** Economic reasons for conserving wild nature. *Science* **297**: 950-953.
- Barbalat S. 1995.** Efficacité comparée de quelques méthodes de piégeage sur certains coléoptères et influence de l'anthophilie sur le résultat des captures. *Bulletin de la Société neuchâteloise de Sciences Naturelles* **118**: 39-52.
- Barbalat S. 1998.** Importance of forest structures on four beetle families (Col.: Buprestidae, Cerambycidae, Lucanidae and phytophagus Scarabaeidae) in the Areuse Gorges (Neuchâtel, Switzerland). *Revue Suisse de Zoologie* **105**: 569-580.
- Barbalat S., Junod P., Plachta M. 1997.** Sylviculture de deux essences héliophiles et diversité de l'entomofaune. *Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen* **148**: 789-807.
- Barthe E. 1928a.** Tableaux analytiques des coléoptères de la faune Franco-Rhénane. Cerophytidae, Eucnemidae. *Miscellanea Entomologica* **31**: 1-48.
- Barthe E. 1928b.** Tableaux analytiques des coléoptères de la faune Franco-Rhénane. Throscidae. *Miscellanea Entomologica* **31**: 1-23.
- Barthod C. 1996.** La gestion durable des forêts tempérées : quelques défis pour le XXI^e siècle. *Revue Forestière Française* **48**: 235-252.
- Barthod C., Ollagnon H. 1993.** Vers une gestion patrimoniale de la protection et de la qualité biologique des forêts. *Revue Forestière Française* **65**: 159-163.
- Basset Y. 1985a.** Comparaison de quelques méthodes de piégeage de la faune dendrobie. *Bulletin Romand d'Entomologie* **3**: 1-14.
- Basset Y. 1985b.** Les peuplements d'Arthropodes sur *Pinus mugo* Turra dans les tourbières du Haut-Jura neuchâtelois. *Bulletin de la Société neuchâteloise de Sciences Naturelles* **7**: 11-29.
- Basset Y. 1986.** Aspects de la répartition des peuplements d'Arthropodes sur le tronc, sous les écorces et le bois mort de *Pinus mugo* Turra. *Bulletin de la Société entomologique Suisse* **59**: 349-364.
- Benick L. 1952.** Pilzkäfer und Käferpilze, Ökologische und Statistische Untersuchungen. *Acta Zoologica Fennica* **70**: 1-250.
- Bense U. 1995.** *Longhorn beetles. Illustrated key to the Cerambycidae and Vesperidae of Europe*. Margraf Verlag, Weikersheim, 512 p.
- Bense U., Baum F., Brechtel F., Büche B., Geis K.-U., Kasper H., Köhler F., Lange F., Maus C., Neumann C., Reibnitz J., Szallies A., Wurst C. 2001.** [Listing and red list of the wood-living beetles of Baden-Württemberg]. Landesanstalt für Umweltschutz, 77 p.

- Bernier N., Ponge J.F. 1994.** Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry* **26**: 183-220.
- Bissardon M., Guibal L., Rameau J.-C. 1997.** *Nomenclature CORINE Biotope. Types d'habitats français*. ENGREF, 217 p.
- Biström O., Väisänen R. 1988.** Ancient-forest invertebrates of the Pyhän-Häikki national park in Central Finland. *Acta Zoologica Fennica* **185**: 1-69.
- Blondel J. 1995.** *Biogéographie, approche écologique et évolutive*. Masson, Paris, 297 p.
- Blondel J. 2003.** Guilds or functional groups: does it matter? *Oikos* **100**: 223-231.
- Bobiec A. 2002.** Living stands and dead wood in the Białowieża forest: suggestions for restoration management. *Forest Ecology and Management* **165**: 125-140.
- Bobiec A., Gutowski J.M., Laudenslayer W.F., Pawlaczyk P., Zub K. 2005.** *The afterlife of a tree*. WWF Poland, Warszawa, 251 p.
- Boddy L. 2001.** Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: from standing to complete decay of coarse woody debris. *Ecological Bulletin* **49**: 43-56.
- Bonnamour S. 1927-1934.** Faune des Coléoptères de la région lyonnaise, famille des longicornes. *Annales de la Société linnéenne de Lyon* (1927) 1973: 1114-1121 ; (1928) 1974: 1127-1131 ; (1929) 1975: 1987-1993 ; (1930) 1976: 1119-1132 ; (1933) 1977: 1930-1945 ; (1934) 1978: 1105-1116.
- Bontron J.C., Stephan J.M. 1998.** Essai de typologie des espaces forestiers montagnards. *Revue Forestière Française* n° spécial: 17-30.
- Bouget C. 2004.** *Chablis et diversité des coléoptères en forêt feuillue de plaine : impact à court terme de la trouée, de sa surface et de son contexte paysager*. Thèse de doctorat, Cemagref - Muséum national d'histoire naturelle, 451 p.
- Bouget C. 2005a.** Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests. Part I: Do environmental changes induce a gap effect? *Forest Ecology and Management* **216**: 15-27.
- Bouget C. 2005b.** Short-term effect of windstorm disturbance on saproxylic beetles in broadleaved temperate forests. Part II. Effects of gap size and gap isolation. *Forest Ecology and Management* **216**: 1-14.
- Bouget C., Brustel H., Nageleisen L.M. 2005.** Nomenclature des groupes écologiques d'insectes liés au bois : synthèse et mise au point sémantique. *C. R. Biologies* **328**: 936-948.
- Bouget C., Duelli P. 2004.** The effects of windthrow on forest insect communities: a literature review. *Biological Conservation* **118**: 281-299.
- Bouget C., Leseigneur L. 2005.** Effets des tempêtes sur les coléoptères saproxyliques. Le cas des Eucnemidae dans quelques forêts feuillues d'Ile-de-France. *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon* **74**: 81-91.
- Bouyon H., Casset L. 2005.** *Gerandryus aetnensis* (Rottenberg), espèce nouvelle pour la Faune de France (Coleoptera, Alleculidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* **110**: 295-297.

- Bouyon H., Soldati F., Soldati L. 1999.** Les *Corticus* Piller & Mitterpacher, de France. *C. bicoloroides* Roubal, espèce nouvelle pour la faune de France (Col., Tenebrionidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* **104**: 441-445.
- Bretz Guby N.A., Dobbertin M. 1996.** Quantitative estimate of coarse woody debris and standing dead trees in selected Swiss forest. *Global Ecology and Biogeography Letters* **5**: 327-341.
- Bruciamacchie M. 2005a.** Méthode d'échantillonnage du bois mort, p. 211-220 *in*: **D. Vallauri, J. André, B. Dodelin, R. Eynard-Machet, D. Rambaud (ed.)**, *Bois mort et à cavité, une clé pour les forêts vivantes*. Lavoisier, Paris, 211-220.
- Bruciamacchie M. 2005b.** *Protocole état initial dans les réserves forestières*. Ministère de l'écologie et du Développement Durable, 11 p annexes & 22 p.
- Brustel H. 1998.** Les Coléoptères bio-indicateurs de la qualité des milieux forestiers, cas des forêts feuillues métropolitaines en plaines et collines. *Les insectes, bio-indicateurs de la qualité des milieux*, **36**: 173-184.
- Brustel H. 2002.** *Coléoptères saproxyliques et valeur biologique des forêts françaises*. Thèse de doctorat, Institut National Polytechnique, Toulouse, 327 p.
- Brustel H., Berger P., Coquempot C. 2002.** Catalogue des Vesperidae et des Cerambycidae de la faune de France. *Annales de la Société entomologique de France* **38**: 443-461.
- Brustel H., Dodelin B. 2005.** Les coléoptères saproxyliques : exigences biologiques et implications de gestion, p. 127-135 *in*: **D. Vallauri, J. André, B. Dodelin, R. Eynard-Machet, D. Rambaud (ed.)**, *Bois mort et à cavités, une clé pour les forêts vivantes*. Lavoisier, Paris, 127-135.
- Brustel H., Valladares L., Van Meer C. 2004.** Contribution à la connaissance de Coléoptères saproxyliques remarquables des Pyrénées et des régions voisines. *Bulletin de la Société entomologique de France* **109**: 413-424.
- Bütler R., Angelstam P., Ekelund P., Schlaepfer R. 2004.** Dead wood threshold values for the three-toed woodpecker presence in boreal and sub-Alpine forest. *Biological Conservation* **119**: 305-318.
- Bütler R., Schlaepfer R. 2004.** [How much dead wood is needed by the forest?]. *Schweizerischen Zeitschrift für Forstwesen* **155**: 31-37.
- Callot H. 1995.** Coléoptères des branchages et tiges mortes de taillis. Essai d'inventaire en Alsace. *Bulletin de la Société entomologique de Mulhouse* **janv-mars**: 1-10.
- Callot H. 1998.** *Catalogue et atlas des coléoptères d'Alsace. T 9 "Clavicornes" 1*. Société Alsacienne d'Entomologie, Strasbourg, 123 p.
- Callot H. 2001.** Suivi entomologique d'un incendie de forêt en Alsace. *L'Entomologiste* **57**: 53-62.
- Callot H., Schott C. 1991.** *Catalogue et atlas des coléoptères d'Alsace. T 3 Sternoxia*. Société Alsacienne d'Entomologie, 100 p.
- Cancela da Fonseca J.P. 1991.** Ecological diversity and ecological system complexity: local or global approach? *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* **28**: 51-66.

- Cecchi B., Bartolozzi L. 1997.** I Coleotteri xilofagi e subcorticicoli del Parco Nazionale delle Foreste Casentinesi, Monte Falterona e Campigna (Insecta Coleoptera). *Bollettino della Società entomologica Italiana* **129**: 119-139.
- Chararas C. 1986.** Sélection de la plante-hôte par les Scolytidae et mécanismes d'installation des Insectes (attraction primaire et attraction secondaire). *Bulletin de la Société entomologique de France* **91**: 137-162.
- Chararas C., Revolun C., Feinberg M., Ducauze C. 1982.** Preference of certain scolytidae for different conifers A statistical approach. *Journal of Chemical Ecology* **8**: 1093-1109.
- Christensen M., Emborg J. 1996.** Biodiversity in natural versus managed forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* **85**: 47-51.
- Clarke K.R. 1993.** Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**: 117-143.
- Curletti G., Aberlenc H.P. 2005.** Une nouvelle espèce pour la faune de France : *Argilus* (*Argilus*) *cytisi* Baudi, 1870 (Coleoptera Buprestidae). *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon* **74**: 55-56.
- Dahlberg A., Stokland J.N. 2004.** [Wood-living species claim upon substrat, one summary and analysis for 3600 species]. ArtDatabanken, Uppsala, 76 p.
- Dajoz R. 1960a.** Les Coléoptères mycétophiles de la forêt de la Massane (Pyrénées-Orientales), note préliminaire. *Vie et Milieu* **XI**: 195-208.
- Dajoz R. 1960b.** Note sur quelques Coléoptères de la forêt de la Massane (Pyrénées-Orientales). *Vie et Milieu* **10**: 508-512.
- Dajoz R. 1960c.** Notes sur les Lathridiidae (Col.). *Bulletin de la Société entomologique de France* **65**: 92-100.
- Dajoz R. 1962.** Les espèces françaises du genre *Ampedus*, morphologie, biologie, systématique (Coleoptera Elateridae). *Revue Française d'entomologie* **29**: 5-26.
- Dajoz R. 1965a.** Faune terrestre et d'eau douce des Pyrénées-Orientales. Catalogue des Coléoptères de la forêt de la Massane. *Vie et Milieu* **15**: 1-207.
- Dajoz R. 1965b.** Morphologie et biologie de la larve de *Scaphosoma assimile* Er. (Coléoptères, Scaphidiidae). *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon* **34**: 105-110.
- Dajoz R. 1966.** Ecologie et biologie des Coléoptères xylophages de la hêtraie. *Vie et Milieu* **17**: 525-736.
- Dajoz R. 1977.** *Coléoptères Colydiidae et Anommidae Paléarctiques*. Masson, Paris, 275 p.
- Dajoz R. 1980.** *Écologie des insectes forestiers*. Gauthier-Villars, Paris, 514 p.
- Dajoz R. 1981.** Note sur les Coléoptères d'un champignon Ascomycète de Tunisie. *L'Entomologiste* **37**: 203-211.
- Dajoz R. 1985.** Répartition géographique et abondance des espèces du genre *Triplax* Herbst (Coléoptères, Erotylidae). *L'Entomologiste* **41**: 133-145.
- Dajoz R. 1990.** Coléoptères et Diptères du Pin à crochets dans les Pyrénées-Orientales. Etude biogéographique et écologique. *L'Entomologiste* **46**: 253-270.

- Dajoz R. 1996.** Inventaire et biologie des Coléoptères du champignon Basidiomycète Polyporaceae *Corioloopsis gallica* dans l'Arizona. *Bulletin de la Société entomologique de France* **101**: 241-250.
- Dajoz R. 1998.** *Les insectes et la forêt*. Lavoisier, Techniques et Documentation, Paris, 594 p.
- Davies Z.G., Tyler C., Stewart G.B., Pullin A.S. 2006.** *Are current management recommendations for conserving saproxylic invertebrates effective?* University of Birmingham,, Birmingham, UK, 43 p.
- Davis A.L.V., van Aarde R.J., Scholtz C.H., Delpont J.H. 2003.** Convergence between dung beetle assemblages of a post-mining vegetational chronosequence and unmined dune forest. *Restoration Ecology* **11**: 29-42.
- de Laclos E., Mouy C., Strenna L., Agou P. 2003.** *Les Scolytes de Bourgogne (Coléoptères, Scolytidae - Platypodidae)*. Société d'histoire naturelle d'Autun, Autun, 240 p.
- de Luca Y., Roy R. 1983.** Sur la terminologie des régimes alimentaires des animaux. *Bulletin de la Société Zoologique de France* **108**: 347-363.
- Didham R.K., Ghazoul J., Stork N.E., Davis A.J. 1996.** Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology and Evolution* **11**: 255-260.
- Dobbertin M., Baltensweiler A., Rigling D. 2001.** Tree mortality in an unmanaged mountain pine (*Pinus mugo* var. *uncinata*) stand in the Swiss National Park impacted by root rot fungi. *Forest Ecology and Management* **145**: 79-89.
- Dodelin B. 2004a.** *Derodontus macularis* Fuss : un Coléoptère mycétophage nouveau pour la faune de France (Derodontidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* **109**: 499-505.
- Dodelin B. 2004b.** Observations préliminaires sur quelques Coléoptères de la nécromasse des cembraies de Maurienne (Savoie) (1^{ère} partie). *Travaux Scientifiques du Parc National de la Vanoise* **22**: 129-136.
- Dodelin B. 2005.** Nouvelle station française pour *Phloeostichus denticollis* Redt. (Col. Phloeostichidae). *Bulletin Romand d'Entomologie* 49-55.
- Dodelin B. 2006.** Ecologie des coléoptères saproxyliques dans les forêts de l'étage montagnard des Alpes du nord françaises. *Annales de la Société entomologique de France* **42**: 231-243.
- Dodelin B. 2007.** Inventaires des coléoptères saproxyliques par pièges vitre, une étude des effets du placement et de l'usage d'un attractif. *Bulletin de la Société entomologique de France* (soumis, 10 p).
- Dodelin B., André J., Wlérick L., Lempérière G. 2004.** Le bois mort en forêt de montagne (Alpes françaises). *Revue Forestière Française* **66**: 507-518.
- Dodelin B., Leseigneur L. 2007.** *Danosoma fasciata* (L.) (Coleoptera, Elateridae), espèce patrimoniale et emblématique. Distribution et habitat aux abords du massif de la Vanoise. *Travaux Scientifiques du Parc National de la Vanoise* (sous-presses, 14 p).
- Dodelin B., Pene B., André J. 2005.** L'alimentation des coléoptères saproxyliques et notes sur les contenus stomacaux de cinq espèces. *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon* **74**: 335-345.
- Dubois, Fauvel A. 1884.** *Revue d'Entomologie* 163-239 & 317-390.

- Duelli P., Obrist M.K., Wermelinger B. 2002.** Windthrow-induced changes in faunistic biodiversity in alpine spruce forests. *Forest Snow and Landscape Research* **77**: 117-131.
- Edman M., Möller R., Ericson L. 2006.** Effects of enhanced tree growth rate on the decay capacities of three saprotrophic wood-fungi. *Forest Ecology and Management* **232**: 12-18.
- Ehnström B., Axelsson R. 2002.** [*Insect traces in bark and wood*]. ArtDatabanken, SLU, Uppsala, 512 p.
- Emborg J., Christensen M., Heilmann-Clausen J. 2000.** The structural dynamics of Suserup Skov, a near-natural temperate deciduous forest in Denmark. *Forest Ecology and Management* **126**: 173-189.
- Emmer I.M. 1994.** Humus form characteristics in relation to undergrowth vegetation in a *Pinus sylvestris* forest. *Acta Oecologica* **15**: 677-687.
- Endrestøl A. 2003.** *Distribution of woody debris and saproxylic insects in burnt and unburnt lowland dipterocarp rainforest, East Kalimantan, Indonesia*. Thèse de doctorat, Agricultural University of Norway, Ås, 74 p.
- Eriksson M., Lilja S., Roininen H. 2006.** Dead wood creation and restoration burning: Implications for bark beetles and beetle induced tree deaths. *Forest Ecology and Management* **231**: 205-213.
- Español F. 1992.** *Fauna Iberica, Vol. 2, Coleoptera Anobiidae* National Museum of Natural Sciences, Madrid, 195 p.
- Esseen P.A. 1994.** Tree mortality patterns after experimental fragmentation of an old-growth conifer forest. *Biological Conservation* **68**: 19-28.
- Evans H.F., Jukes M.R. 2000.** The role of niche availability as a factor determining the diversity and abundance of invertebrates on scot pine, *Pinus sylvestris*. *Investigación Agraria : Sistemas y Recursos Forestales Fuera de Serie n.º1*: 273-295.
- Falinski J.B., Mortier F. 1996.** Biodiversité et gestion durable des forêts en Europe. *Revue Forestière Française* **48**: 89-116.
- Fauvel A. 1885.** Throscides et Eucnémides Gallo-Rhénans. *Revue d'Entomologie* 330-351.
- Fayt P., Dufrêne M., Branquart E., Hastir P., Pontégnie C., Henin J.-M., Versteirt V. 2006.** Contrasting responses of saproxylic insects to focal habitat resources: the example of longhorn beetles and hoverflies in Belgian deciduous forests. *Journal of Insect Conservation* **10**: 129-150.
- Finegan B. 1984.** Forest succession. *Nature* **312**: 109-114.
- Franc V. 2002.** Beetles (Coleoptera) of the Vel'ká Fatra Mts. with special reference to bioindicatively significant species. *Matthias Belius University Proceedings Suppl. 2*: 165-177.
- Frangi J.L., Richter L.L., Barrera M.D., Aloggia M. 1997.** Decomposition of *Nothofagus* fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* **27**: 1095-1102.
- Franklin J.F., Shugart H.H., Harmon M.E. 1987.** Tree death as an Ecological Process. *BioScience* **37**: 550-556.
- Freeman J.C., Allemand R., Van Meer C. 2003.** *Odontosphindus grandis* Hampe, nouvelle espèce, nouveau genre, nouvelle sous-famille pour la faune de France et

- pour l'Europe occidentale (Coleoptera, Sphindidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* **108**: 221-232.
- Freude H., Harde K.W., Lohse G.A. 1967.** *Die Käfer Mitteleuropa - Band 7. Clavicornia.* Goecke & Evers, Krefeld, 310 p.
- Fridman J., Walheim M. 2000.** Amount, Structure, and dynamics of dead wood on managed forestland in Sweden. *Forest Ecology and Management* **131**: 23-36.
- Froidevaux L., Amiet R., Jaquenoud-Steinlin M. 1978.** Les Hyménomycètes résupinés mycorrhiziques dans le bois pourri. *Bulletin Suisse de Mycologie* **106**: 9-14.
- Frontier S., Davoult D., Gentilhomme V., Lagadeuc Y. 2001.** *Statistiques pour les sciences de la vie et de l'environnement.* Dunod, Paris, 377 p.
- Funke W., Bellmann H., Buck M., Kenter B., A. K., Krauß J., Müller K.H., Spelda S., Werth H.u.S., Wilhelm P. 1998.** [Succession of the biocoenoses of windfall areas in Baden-Württemberg. Investigations of invertebrates and vertebrates]. University of Ulm, Ulm, 18 p.
- Galoux A. 1963.** Approche énergétique et cybernétique de la hêtraie. *Lejeunia, Revue de Botanique, Nouvelle Série* 1-16.
- Gärdenfors U., Baranowski R. 1992.** [Beetles living in open deciduous forests prefer different tree species than those living in dense forests]. *Entomologisk Tidskrift* **113**: 1-11.
- Geiser R. 1998** Rote Liste der Käfer (Coleoptera), p. 168-230 in: **M. Binot, R. Bless, P. Boye, H. Gruttke, P. Pretscher (ed.),** *Rote Liste gefährdeter Tiere Deutschlands.* Schrr. Landschaftspflege Natursch, Bonn-Bad Godesberg, **55**: 168-230.
- Génot J.-C. 2005.** Pour une éthique de la naturalité dans la gestion forestière, p. 345-351 in: **D. Vallauri, J. André, B. Dodelin, R. Eynard-Machet, D. Rambaud (ed.),** *Bois mort et à cavités, une clé pour les forêts vivantes.* Lavoisier, Paris, 345-351.
- Genot P. 2005.** *Quantification du bois mort dans les forêts gérées des Vosges du Nord.* ENGREF, Nancy, 101 p.
- Gergoire T.G., Affleck D.L.R., Valentine H.T. 2004.** *Conditioning inference on line orientation in line intersect sampling.* Forest Inventory, Planning, and Modelling, Sjusjoun, Norway, 8 p.
- Gibb H., Hjältén J., Ball J.P., Atlegrim O., Pettersson R.B., Hilszczański J., Johansson T., Danell K. 2006.** Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forests: a study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography* **29**: 191-204.
- Gosselin F., Laroussinie M. 2004.** *Biodiversité et gestion forestière. Connaître pour préserver. Synthèse bibliographique.* Cémagref Ed., 320 p.
- Graham S.A. 1925.** The felled trunk as an ecological unit. *Ecology* **4**: 397-411.
- Green P., Peterken G.F. 1997.** Variation in the amount of dead wood in the woodlands of the Lower Wye Walley, UK in relation to the intensity of management. *Forest Ecology and Management* **98**: 229-238.
- Grove S.J. 2001.** Extent and composition of dead wood in Australian lowland tropical rainforest with different management histories. *Forest Ecology and Management* **154**: 35-53.
- Grove S.J. 2002a.** The influence of forest management history on the integrity of the saproxylic beetle fauna in an Australian lowland tropical rainforest. *Biological Conservation* **104**: 149-171.

- Grove S.J. 2002b.** Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 1-23.
- Grove S.J. 2002c.** Tree basal area and dead wood as surrogate indicators of saproxylic insect faunal integrity: a case study from the Australian lowland tropics. *Ecological indicators* **1**: 171-188.
- Gustafsson B. 2003.** *Catalogus Coleopterum Sueciae 1995, updated 24.2.2003.* p. <http://www.nrm.se/en/lists/CATCOLS.txt>.
- Gutowski J.M. 1995.** Changes in communities of longhorn and buprestid beetles (Coleoptera: Cerambycidae, Buprestidae) accompanying the secondary succession of the pine forests of Puszcza Bialowieska. *Fragmenta Faunistica* **38**: 389-409.
- Haila Y. 1994.** Preserving ecological diversity in boreal forests: ecological background, research, and management. *Annales Zoologici Fennici* **31**: 203-217.
- Hale C.M., Pastor J. 1998.** Nitrogen content, decay rates, and decompositional dynamics of hollow versus solid hardwood logs in hardwood forests of Minnesota, USA. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 1276-1285.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2001.** PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* **4**: 1-9.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D. 2006.** *PAST: Palaeontological Statistics, ver. 1.44.* 70 p. <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Hammond J.H.E., Langor D.W., Spence J.R. 2001.** Early colonization of *Populus* wood by saproxylic beetles (Coleoptera). *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 1175-1183.
- Hammond J.H.E., Langor D.W., Spence J.R. 2004.** Saproxylic beetles (Coleoptera) using *Populus* in boreal aspen stands of western Canada: spatiotemporal variation and conservation of assemblages. *Canadian Journal of Forest Research* **34**: 1-19.
- Hanski I. 1998.** Metapopulation dynamics. *Nature* **41**: 41-49.
- Hanski I. 1999.** Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* **87**: 209-219.
- Hanski I., Gilpin M.E. 1997.** *Metapopulation biology.* Academic Press, San Diego, 512 p.
- Hanski I., Hammond P. 1995.** Biodiversity in boreal forests. *Trends in Ecology and Evolution* **10**: 5-6.
- Harding P.T., Alexander K.N.A. 1994.** The use of saproxylic invertebrates in the selection and evaluation of areas of relic forest in pasture-woodlands. *Br. J. ent. nat. hist* **7**: 21-26.
- Harmon M.E. 2001.** Moving towards a new paradigm for woody detritus management. *Ecological Bulletin* **49**: 269-278.
- Harmon M.E., Franklin J.F., Swanson F.J., Sollins P., Gregory S.V., Lattin J.D., Anderson N.H., Cline S.P., Aumen N.G., Sedell J.R., Lienkaemper G.W., Cromack K., Cummins K.W. 1986.** Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research* **133**: 133-302.
- Harmon M.E., Krankina O.N., Sexton J. 2000.** Decomposition vectors: a new approach to estimating woody detritus decomposition dynamics. *Canadian Journal of Forest Research* **30**: 76-84.

- Harmon M.E., Sexton J. 1996.** *Guidelines for Measurements of Woody Detritus in Forest Ecosystems*. US LTER Network Office, Seattle, 73 p.
- Harmon M.E., Sexton J., Caldwell B.A., Carpenter S.E. 1994.** Fungal sporocarp mediated losses of Ca, Fe, K, Mg, Mn, N, P, and Zn from conifer logs in the early stages of decomposition. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 1883-1893.
- Heilmann-Clausen J., Christensen M. 2005.** Wood-inhabiting macrofungi in Danish beech-forests. Conflicting diversity patterns and their implications in a conservation perspective. *Biological Conservation* **122**: 633-642.
- Heliövaara K., Mannerkoski I., Siitonen J. 2004.** [Longhorn beetles of Finland (Coleoptera, Cerambycidae)]. Tremex Press, Helsinki, 374 p.
- Hill M.O., Gauch H.G.J. 1980.** Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Vegetatio* **42**: 47-58.
- Hilt M., Ammer U. 1994.** [Beetles inhabiting dead woody material in the commercial forest - spruce and oak compared]. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **113**: 245-255.
- Hobson K.R., Wood D.L., Cool L.G., White P.R., Ohtsuka T., Kubo I., Zavarin E. 1993.** Chiral specificity in responses by the bark beetle *Dendroctonus valens* to host kairomones. *Journal of Chemical Ecology* **19**: 1837-1846.
- Hoffman A. 1947.** *Faune de France. Coléoptères Bruchides et Anthribides*. Lechevalier, Paris, 184 p.
- Hoffman A. 1950.** *Faune de France n°52, Coléoptères Curculionides 1^{ère} partie*. Lechevalier, Paris, 486 p.
- Hoffman A. 1954a.** *Faune de France n°59, Coléoptères Curculionides 2^{ème} partie*. Lechevalier, Paris, 487-1208 p.
- Hoffman A. 1954b.** *Faune de France n°62, Coléoptères Curculionides 3^{ème} partie*. Lechevalier, Paris, 1209-1839 p.
- Hofgaard A. 1993.** *Natural dynamics of old-growth Picea abies forest - spatial and temporal patterns, northern Sweden*. Thèse de doctorat, Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå, 4 papers and 17 p.
- Höfler K. 1960.** Pilzkäfer und käferpilze. *Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien* **100**: 74-82.
- Houlbert C., Barthe E. 1934.** Tableaux analytiques de la faune Franco-Rhénane. Famille LXX Melandryidae. *Miscellanea Entomologica* **35**: 1-72.
- Hövmeyer K., Schauermann J. 2003.** Succession of Diptera on dead beech wood: A 10-year study. *Pedobiologia* **47**: 61-75.
- Hulcr J., Ubik K., Vrkoc J. 2006.** The role of semiochemicals in tritrophic interactions between the spruce bark beetle *Ips typographus*, its predators and infested spruce. *Journal of Applied Entomology* **130**: 275-283.
- Hyvärinen E., Kouki J., Martikainen P., Lappalainen H. 2005.** Short term effects of controlled burning and green-tree retention on beetle (Coleoptera) assemblages in managed boreal forests. *Forest Ecology and Management* **212**: 315-332.
- Iablokoff-Khnzorian S.M. 1985.** Les Pytidae paléartiques (Coleoptera). *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 193-229.

- Iablokoff A.K. 1943.** Éthologie de quelques Élatérides du massif de Fontainebleau. *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* **43**: 160, 169 pl.
- Jackson D.A., Somers K.M. 1991.** Putting things in order: The ups and downs of detrended correspondence analysis. *American Naturalist* **137**: 704-712.
- Jonsell M. 1998.** [A new anobiid-beetle for Sweden: *Dorcatoma minor* Zahradnik (Coleoptera: Anobiidae) and its host preference]. *Entomologisk Tidskrift* **119**: 105-109.
- Jonsell M. 2001.** [A comparison of the saproxylic beetle fauna on spruce wood and birch high-stumps between the Batfors forest reserve and its surroundings]. *Entomologisk Tidskrift* **122**: 107-122.
- Jonsell M., Nittérus K., Stighäll K. 2004.** Saproxylic beetles in natural and man-made deciduous high stumps retained for conservation. *Biological Conservation* **118**: 163-173.
- Jonsell M., Nordlander G. 2002.** Insects in polypore fungi as indicators species: a comparison between forest sites differing in amounts and continuity of dead wood. *Forest Ecology and Management* **157**: 101-118.
- Jonsell M., Nordlander G., Ehnström B. 2001.** Substrate associations of insects breeding in fruiting bodies of wood-decaying fungi. *Ecological Bulletin* **49**: 173-194.
- Jonsell M., Schroeder M., Larsson T. 2003.** The saproxylic beetle *Bolitophagus reticulatus*: its frequency in managed forests, attraction to volatiles and flight period. *Ecography* **26**: 421-428.
- Jonsell M., Schroeder M., Weslien J. 2005.** Saproxylic beetles in high stumps of spruce: Fungal flora important for determining the species composition. *Scandinavian Journal of Forest Research* **20**: 54-62.
- Jonsell M., Weslien J. 2003.** Felled or standing retained wood-il makes a difference for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management* **175**: 425-435.
- Jonsell M., Weslien J., Ehnström B. 1998.** Substrate requirements of red-listed saproxylic invertebrates in Sweden. *Biodiversity and Conservation* **7**: 749-764.
- Jonsson B.G. 2000.** Availability of coarse woody debris in a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* **11**: 51-56.
- Jonsson B.G., Jonsell M. 1999.** Exploring potential biodiversity indicators in boreal forests. *Biodiversity and Conservation* **8**: 1417-1433.
- Jonsson B.G., Kruys N., Ranius T. 2005.** Ecology of species living on dead wood - Lessons for dead wood management. *Silva Fennica* **39**: 289-309.
- Jonsson M. 2002.** *Dispersal Ecology of Insects Inhabiting Wood-Decaying Fungi*. Thèse de doctorat, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 27 p. & Annexes p.
- Juillerat L., Vögeli M. 2004.** *Gestion des vieux arbres et maintien des Coléoptères saproxyliques en zone urbaine et périurbaine*. Centre Suisse de Cartographie de la Faune, Neuchâtel, 22 p.
- Kaila L. 1993.** A new method for collecting quantitative samples of insects associated with decaying wood or wood fungi. *Entomologica Fennica* **4**: 21-23.
- Kaila L., Martikainen P., Punttila P. 1997.** Dead trees left in clear-cuts benefit saproxylic Coleoptera adapted to natural disturbances in boreal forest. *Biodiversity and Conservation* **6**: 1-18.

- Kappes H., Topp W. 2004.** Emergence of Coleoptera from deadwood in a managed broadleaved forest in central Europe. *Biodiversity and Conservation* **13**: 1905-1924.
- Karjalainen L., Kuuluvainen T. 2002.** Amount and diversity of coarse woody debris within a boreal forest landscape dominated by *Pinus sylvestris* in Vienansalo wilderness, eastern Fennoscandia. *Silva Fennica* **36**: 147-167.
- Karroum M., Guillet B., Lottier N., Disnar J.R. 2004.** Importance et devenir des biopolymères (lignines et polysaccharides) dans les sols d'une chronoséquence de hêtraies (*Fagus sylvatica*), en forêt de Fougères (France) *Annales de Sciences Forestières* **61**: 221-233.
- Kirby K.J., Webster S.D., Antczak A. 1991.** Effects of forest management on stand structure and the quantity of fallen dead wood: some British and Polish examples. *Forest Ecology and Management* **43**: 167-174.
- Köhler F. 2000.** [Saproxylic beetles in nature forests of the northern Rhineland. Comparative studies on the saproxylic beetles of Germany and contributions to German nature forest research]. LÖBF/LAFAO NRW, Recklinghausen, 351 p.
- Kohnle U. 1986.** Host and non-host odour signals governing host selection by the pine shoot beetle, *Tomicus piniperda* and the spruce bark beetle, *Hylurgops palliatus* (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* **128**: 588-592.
- Kolström M., Lumatjärvi J. 2000.** Saproxylic beetles on aspen in commercial forests: a simulation approach to species richness. *Forest Ecology and Management* **126**: 113-120.
- Komonen A., Penttilä R., Lindgren M., Hanski I. 2000.** Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos* **98**: 119-126.
- Koop H., Hilgen P. 1987.** Forest dynamics and regeneration mosaic shifts in unexploited beech (*Fagus sylvatica*) stands at Fontainebleau (France). *Forest Ecology and Management* **20**: 135-150.
- Kropp B.R. 1982.** Fungi from decayed wood as ectomycorrhizal symbionts of western hemlock. *Canadian Journal of Forest Research* **12**: 36-39.
- Laibner S. 2000.** *Elateridae of the Czech and Slovak republics*. Kabourek, Zlin, 292 p.
- Lambert R.L., Lang G.E., Reiners W.A. 1980.** Loss of mass and chemical change in decaying boles of subalpine balsam fir forest. *Ecology* **61**: 1460-1473.
- Larsson T.-B. 2001.** *Biodiversity Evaluation Tools for European forests*. Lund, 1-237 p.
- Lavelle P., Pashanasi B., Charpentier F., Gilot C., Rossi J.-P., Derouard L., André J., Ponge J.F., Bernier N. 1998.** Large-Scale Effects of Earthworms on Soil Organic Matter and Nutrient Dynamics, p. 103-122 in: *Earthworms Ecology*. Edwards, C.A., Ankeny, 103-122.
- Lebart L., Piron M., Morineau A. 2006.** *Statistique exploratoire multidimensionnelle. 4e édition*. Dunod, Paris, 464 p.
- Lee P.C., Crites S., Nietfeld M., Nguyen H.V., Stelfox J.B. 1997.** Characteristics and origins of deadwood material in aspen-dominated boreal forests. *Ecological Applications* **7**: 691-701.
- Legendre P. 2001.** *Program K-means user's guide*. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal, 11 p.

- Legendre P. 2004.** *Kendall coefficient of concordance: global test and a posteriori tests of individual judges – Program Kendall_W User's Guide*. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Montréal, 8 p.
- Legendre P. 2005.** Species Associations: The Kendall Coefficient of Concordance Revisited. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* **10**: 226-245.
- Legendre P., Gallagher E.D. 2001.** Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* **129**: 271-280.
- Legendre P., Legendre L. 1998.** *Numerical Ecology, 2nd English edition*. Amsterdam, xv + 853 p.
- Lekander B., Bejer-Petersen B., Kangas E., Bakke A. 1977.** The distribution of bark beetles in the Nordic countries. *Acta Entomologica Fennica* **32**: 1-36.
- Leseigneur L. 1972.** *Coléoptères Elateridae de la faune de France continentale et de Corse*. Société linnéenne de Lyon, Lyon, 381 p.
- Leseigneur L. 1978.** Les *Hypocoelus* (Col. Eucnemidae) de la faune de France. Systématique et distribution. *L'Entomologiste* **34**: 105-123.
- Lévêque C., Mounolou J.C. 2001.** *Biodiversité. Dynamique biologique et conservation*. Dunod, Paris, 248 p.
- Lévieux J., Lieutier F., Delplanque A. 1984.** Les Scolytes ravageurs de l'Épicéa. *Revue Forestière Française* **37**: 347-358.
- Lévieux J., Lieutier F., Delplanque A. 1985.** Les Scolytes ravageurs du Pin sylvestre. *Revue Forestière Française* **37**: 431-440.
- Lhoir J., Fagot J., Thieren Y., Gilson G. 2003.** Efficacité du piégeage, par les méthodes classiques, des Coléoptères saproxyliques en Région Wallonne (Belgique). *Notes fauniques de Gembloux* **50**: 49-61.
- Lieutier F., Vouland G., Pettinetti M. 1997.** Test de choix de Pins méditerranéens par les Scolytides et autres insectes xylophages en conditions naturelles. *Revue Forestière Française* **49**.
- Lindblad I. 1998.** Wood-inhabiting fungi on fallen logs of Norway spruce: relations to forest management and substrate quality. *Nordic Journal of Botany* **18**: 243-255.
- Lindblad I. 2001.** *Diversity and distribution of wood-inhabiting Basidiomycetes on decomposing logs - exemples from tropical and boreal forests*. PhD, University of Oslo, 35 p. + Annexes.
- Lindgren M. 2001.** Polypore (Basidiomycetes) species richness and community structure in natural boreal forests of NW Russian Karelia and adjacent areas in Finland. *Acta Botanica Fennica* **170**: 1-41.
- Lindhe A. 2004.** *Conservation through management: cut wood as substrate for saproxylic organisms*. PhD, Swedish University of Agricultural Sciences, Uppsala, 25 p. + Articles.
- Lindhe A., Lindelöw Å. 2004.** Cut high stumps of spruce, birch, aspen and oak as breeding substrates for saproxylic beetles. *Forest Ecology and Management* **203**: 1-20.
- Lindhe A., Lindelöw Å., Åsenblad N. 2005.** Saproxylic beetles in standing dead wood-density in relation to substrate sun-exposure and diameter. *Biodiversity and Conservation* **14**: 3033-3053.

- Mackensen J., Bauhus J. 1999.** *The Decay of Coarse Woody Debris*. Australian Greenhouse Office, Canberra, 40 p.
- MacMillan P.C. 1981.** Log Decomposition in Donaldson's Woods, Spring Mill State Park, Indiana. *The American Midland Naturalist* **106**: 335-344.
- MacMillan P.C. 1988.** Decomposition of coarse woody debris in an old-growth Indiana forest. *Canadian Journal of Forest Research* **18**: 1353-1362.
- Maeto K., Sato S., Miyata H. 2002.** Species diversity of longicorn beetles in humid warm-temperate forests: the impact of forest management practices on old-growth forest species in southwestern Japan. *Biodiversity and Conservation* **11**: 1919-1937.
- Marra J.L., Edmonds R.L. 1994.** Coarse woody debris and forest floor respiration in an old-growth coniferous forest on the Olympic Peninsula, Washington, USA. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 1811-1817.
- Marshall V.G., Setälä H., Trofymow J.A. 1998.** Collembolan succession and stump decomposition in Douglas-fir. *Structure, Process, and Diversity in Successional Forests of Coastal British Columbia*, **72** (special issue No. 2): 84-85.
- Martikainen P. 2000.** *Effects of forest management on beetle diversity, with implications for species conservation and forest protection*. PhD, Joensuu, 26 p. + Articles.
- Martikainen P. 2001.** Conservation of threatened saproxylic beetles: significance of retained aspen *Populus tremula* on clearcut areas. *Ecological Bulletin* **49**: 205-218.
- Martikainen P., Kaila L. 2004.** Sampling saproxylic beetles: lessons from a 10-year monitoring study. *Biological Conservation* **120**: 171-181.
- Martikainen P., Siitonen J., Kaila L., Punttila P. 1996.** Intensity of forest management and bark beetles in non-epidemic conditions: a comparison between Finnish and Russian Karelia. *Journal of Applied Entomology* **120**: 257-264.
- Martikainen P., Siitonen J., Kaila L., Punttila P., Rauh J. 1999.** Bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) and associated beetle species in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* **116**: 233-245.
- Martikainen P., Siitonen J., Punttila P., Kaila L., Rauh J. 2000.** Species richness of Coleoptera in mature managed and old-growth boreal forests in southern Finland. *Biological Conservation* **94**: 199-209.
- Martin O. 1989.** [Click beetles (Coleoptera, Elateridae) from old deciduous forests in Denmark]. *Entomologiske Meddelelser* **57**: 1-107.
- Martinez M., Gauvrit B. 1997.** Combien y a-t-il d'espèces d'Insectes en France ? *Bulletin de la Société entomologique de France* **102**: 319-332.
- Maser C., Tarrant R.F., Trappe J.M., Franklin J.F. 1988.** *From the forest to the sea: a story of fallen trees*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Portland, Oregon, 153 p.
- Maser C., Trappe J.M. 1984.** *The seen and unseen world of the fallen tree*. USDA PNW-GTR-164, 56 p.
- Matt F., Callot H. 2001.** Coléoptères capturés sur les racines des arbres, principalement des chênes, renversés par la tempête du 26 décembre 1999. *Bulletin de la Société entomologique de Mulhouse* **57**: 91-95.

- McCarthy B.C., Bailey R.R. 1994.** Distribution and abundance of coarse woody debris in a managed forest landscape of central Appalachians. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 1317-1329.
- Ministère de l'agriculture et de la pêche 2000.** *Indicateurs de gestion durable des forêts françaises, document français de mise en oeuvre des décisions des pays participant aux conférences ministérielles pour la protection des forêts en Europe*. Paris, 129 p.
- Monseud R.A., Sterba H. 1999.** Modeling individual tree mortality for Australian forest species. *Forest Ecology and Management* **113**: 109-123.
- Montes F., Cañellas I. 2005.** Modelling coarse woody debris dynamics in even-aged Scots pine forests. *Forest Ecology and Management* **(in press)**: 1-13.
- Müller J., Bußler H., Bense U., Brustel H., Flechtner G., Fowles A., Kahlen M., Möller G., Mühle H., Schmidl J., Zabransky P. 2005.** Urwald relict species - Saproxylic beetles indicating structural qualities and habitat tradition. *waldökologie online* **2**: 106-113.
- Naesset E. 1999.** Decomposition rate constants of *Picea abies* logs in southeastern Norway. *Canadian Journal of Forest Research* **29**: 372-381.
- Nikitsky N.B., Schigel D.S. 2004.** Beetles in polypores of the Moscow region: checklist and ecological notes. *Entomologica Fennica* **15**: 6-22.
- Nilssen A.C. 1984.** Long-range aerial dispersal of bark beetles and bark weevils (Coleoptera, Scolytidae and Curculionidae) in northern Finland. *Annales Entomologici Fennici* **50**: 37-42.
- Nilsson S.G., Baranowski R. 1997.** Habitat predictability and the occurrence of wood beetles in old-growth beech forests. *Ecography* **20**: 491-498.
- Noblecourt T. 2004.** *Analyse de la biodiversité entomologique du Bois de Vincennes et du Bois de Boulogne (Paris, France) : Coléoptères saproxyliques, Carabidae et Hyménoptères Symphytes*. Université de Mons-Hainaut (Belgique), 99 p.
- Noblecourt T. 2005.** Le bois mort et le forestier, p. 339-343 *in*: **D. Vallauri, J. André, B. Dodelin, R. Eynard-Machet, D. Rambaud (ed.), Bois mort et à cavités, une clé pour les forêts vivantes. Lavoisier, Paris, 339-343.**
- Ødegaard F. 2000.** How many species of arthropods? Erwin's estimate revised. *Biological Journal of the Linnean Society* **71**: 583-597.
- Ødegaard F. 2004.** Species richness of phytophagous beetles in the tropical tree *Brosimum utile* (Moraceae): the effects of sampling strategy and the problem of tourists. *Ecological Entomology* **29**: 76-88.
- Odum E.P. 1976.** *Ecologie*. HRW, Montréal, 254 p.
- Odum E.P. 1989.** *Ecology and our endangered life-support systems*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 283 p.
- Office National des Forêts 1998.** *Guide technique. Arbres morts, arbres à cavités, pourquoi ? Comment ?* Office National des Forêts, Strasbourg, 32 p.
- Office National des Forêts 2004.** *Rapport de développement durable, gestion 2003*. Office National des Forêts, Paris, 103 p.

- Ohlson M., Söderström L., Hörnberg G., Zackrisson O., Hermansson J. 1997.** Habitat qualities versus long-term continuity as determinants of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biological Conservation* **81**: 221-231.
- Økland B. 1994.** Mycetophilidae (Diptera), an insect group vulnerable to forestry practices? A comparison of clearcut, managed and semi-natural spruce forests in southern Norway. *Biodiversity and Conservation* **3**: 68-85.
- Økland B. 1996a.** A comparison of three methods of trapping saproxylic beetles. *European Journal of Entomology* **93**: 195-209.
- Økland B. 1996b.** Unlogged forests: Important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciarioidea). *Biological Conservation* **76**: 297-310.
- Økland B., Bakke A., Hagvar A., Kvamme T. 1996.** What factors influence the diversity of saproxylic beetles? A multiscaled study from a spruce forest in southern Norway. *Biodiversity and Conservation* **5**: 75-100.
- Ozenda P. 1985.** *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris, 344 p.
- Palm T. 1951.** Die Holz- und Rinden-käfer der nordschwedischen Laubbaume. *Meddelanden från Statens Skogsforskningsinstitut* **40**: 1-242.
- Palm T. 1959.** Die Holz- und Rinden-käfer der süd- und mittelschwedischen Laubbaume. *Opuscula Entomologica* suppl. **16**: 1-374.
- Parviainen J., Little D., Doyle M., O'Sullivan A., Kettunen M., Korhonen M. 1999.** *Research in forest reserves and natural forests in european countries. Country reports for the COST Action E4: Forest Reserves Research Network*. European Forest Institute, Joensuu, 304 p.
- Paulian R., Baraud J. 1982.** faune des Coléoptères de France II, Lucanoidea et Scarabaeoidea. 473.
- Peacock E.R. 1993.** *Adults and larvae of hide, larder and carpet beetles and their relatives (Coleoptera : Dermestidae) and of Derodontid beetles (Coleoptera : Derodontidae)*. 144 p.
- Pedersen B. 1998.** The role of stress in the mortality of midwestern oaks as indicated by growth prior to death. *Ecology* **79**: 79-93.
- Pedlar J.H., Pearce J.L., Venier L.A., McKenney D.W. 2002.** Coarse woody debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *Forest Ecology and Management* **158**: 189-194.
- Peet R.K., Christensen N.L. 1987.** Competition an tree death. *BioScience* **37**: 586-595.
- Peet R.K., Knox R.G., Case S.J., Allen R.B. 1988.** Putting things in order: The advantages of detrended correspondence analysis. *American Naturalist* **131**: 924-934.
- Pfeffer A., Zúmr V. 1983.** Communities of Coleoptera on the silver fir (*Abies alba*). *Acta entomologica bohemoslovaca* **80**: 401-412.
- Platia G. 1994.** *Fauna d'Italia. Coleoptera Elateridae*. Calderini, Bologna, 429 p.
- Ponge J.F., André J., Zackrisson O., Bernier N., Nilsson M.-C., Gallet C. 1998.** The Forest Regeneration Puzzle. *BioScience* **48**: 523-530.
- Pontégnie M. 2005.** *Influence de l'ancienneté, de la naturalité et de la gestion forestières sur la structure et la richesse spécifique des peuplements de la macrofaune édaphique en Région wallonne*. Thèse de doctorat, Université Catholique de Louvain, Louvain-la-Neuve, 295 p.

- Prigogine I. 1972.** La thermodynamique de la vie. *La Recherche* **24**: 547-562.
- Pulliam R.H. 2000.** On the relationship between niche and distribution. *Ecology letters* **3**: 349-361.
- Ramade F. 2003.** *Éléments d'écologie : Écologie fondamentale. 3e édition.* Dunod, Paris, 704 p.
- Rameau J.-C. 1988.** Actualisation des concepts de climax et d'essaim climacique. Comparaison des essaims climaciques de quelques régions naturelles du nord-est de la France. *La forêt* 135-151.
- Rameau J.-C. 2001.** Gestion de la biodiversité, réalisations concrètes. Conclusion générale du colloque. *Revue Forestière Française* **53**: 315-317.
- Ranius T., Kindvall O., Kruys N., Jonsson B.G. 2003.** Modelling dead wood in Norway spruce stands subject to different management regimes. *Forest Ecology and Management* **182**: 13-29.
- Rauh R., Schmitt M. 1991.** [Methods and results of research on dead woody material on natural-forest reserves]. *Forstwissenschaftliches Centralblatt* **110**: 114-127.
- Recalde Irurzun J.I., San Martin Moreno A.F. 2003.** [Xylophagous Coleoptera associated to the *Quercus* branches killed by the buprestid beetle *Coraebus florentinus* (Herbst, 1801) in Middle Navarra]. *Heteropterus Revista de Entomología* **3**: 43-50.
- Rehfous M. 1955.** Contribution à l'étude des insectes des Champignons. *Bulletin de la Société entomologique Suisse* **28**: 1-114.
- Renvall P. 1995.** Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* **35**: 1-51.
- Rice E.I., Pancholy S.K. 1972.** Inhibition of nitrification by climax ecosystems. *American Journal of Botany* **59**: 1033-1040.
- Ringvall A., Stahl G., Teichmann V., Gove J.H., Ducey M.J. 2001.** Two-phase approaches to point and transect relascope sampling of downed logs. *Canadian Journal of Forest Research* **31**: 971-977.
- Rogé J. 1992.** Synopsis des espèces françaises appartenant au genre *Mycetophagus* Hellwig, 1792 (Coleoptera, Mycetophagidae). *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon* **61**: 288-296.
- Roman E. 1970.** Observations sur divers Coléoptères évoluant dans les Polypores (Champignons Basidiomycètes). *Bulletin de la Société linnéenne de Lyon* **39**: 300-307.
- Roubal P. 1927.** Une biocénose coléoptérologique des champignons du hêtre. *Miscellanea Entomologica* **30**: 24-25.
- Roussin L. 1947.** La faune des Champignons. *L'Entomologiste* **3**: 84-86.
- Rouvinen S., Kouki J. 2002.** Spatiotemporal availability of dead wood in protected old-growth forests: a case of study from boreal forests in Eastern Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research* **17**: 317-329.
- Rouvinen S., Kuuluvainen T. 2001.** Amount and spatial distribution of standing and downed dead trees in two areas of different fire history in a boreal Scot pine forest. *Ecological Bulletin* **49**: 115-127.

- Rukke B.A. 2000.** Effects of habitat fragmentation: increased isolation and reduced habitat size reduces the incidence of dead wood fungi beetles in a fragmented forest landscape. *Ecography* **23**: 492-502.
- Saalas U. 1917.** [The spruce beetles of Finland I]. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae ser. A*: 1-547.
- Saalas U. 1923.** [The spruce beetles of Finland II]. *Annales Academiae Scientiarum Fennicae ser. A*: 1-746.
- Sainte-Claire Deville J. 1935-1938.** *Catalogue raisonné des Coléoptères de France*. L'Abeille, 467 p.
- Saporta G. 2006.** *Probabilités, analyse des données et Statistique. 2e édition*. Technip, Paris, 662 p.
- Schaefer L. 1949.** Les Buprestides de France. 501.
- Schaefer L. 1961.** La biocénose coléoptérologique du pin de Salzmann dans l'Hérault. *Ann. Soc. Hort. Hist. Nat. Hérault* **101**: 157-179.
- Scherf H. 1999.** [*Orchesia micans*, a melandryid beetle with jump abilities inhabiting mushrooms]. *Natur und Museum* **129**: 281-285.
- Schiegg K. 1998.** [Dead wood puts life into managed forests]. *Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen* **149**: 784-794.
- Schiegg K. 1999.** *Limiting factors of saproxylic insects: habitat relationships of an endangered ecological group*. PhD, Swiss Federal Institute of Technology, 84 p.
- Schiegg K. 2000a.** Are there saproxylic beetle species characteristic of high dead wood connectivity? *Ecography* **23**: 579-587.
- Schiegg K. 2000b.** Effects of dead wood volume and connectivity on saproxylic insect species diversity. *Ecoscience* **7**: 290-298.
- Schiegg K. 2001.** Saproxylic insect diversity of beech: limbs are richer than trunks. *Forest Ecology and Management* **149**: 295-304.
- Schigel D.S., Niemelä T., Similä M., Kinnunen J., Manninen O. 2004.** Polypores and associated beetles of the North Karelian Biosphere Reserve, eastern Finland. *Karstenia* **44**: 35-56.
- Schimmel R. 1999.** [Xylobiontic Elaterids. Biological indicators for commensalic and succession structures in the biosphere reserve Pfälzerwald (Coleoptera, Elateridae)]. *Mitt. Pollichia* **86**: 161-182.
- Schmidl J., Bussler H. 2004.** [*Ecological guilds of saproxylic beetles of Germany*]. Naturschutz und Landschaftsplanung, Stuttgart, 1 excel sheet p.
- Schnitzler-Lenoble A. 2002.** *Ecologie des forêts naturelles d'Europe*. Techniques et Documentation, Paris, 271 p.
- Schott C. 1994.** *Catalogue et atlas des coléoptères d'Alsace. T. 6 : Scolytidae*. Soc. Alsacienne d'entomologie & Musée zoologique, Strasbourg, 83 p.
- Schuck A., Parviainen J., Bücking W. 1994.** *A review of approaches to forestry research on structure, succession and biodiversity of undisturbed and semi-natural forests and woodlands in Europe*. European Forest Institute, Joensuu, 62 p.
- Selonen V.A.O., Ahlroth P., Kotiaho J.S. 2005.** Anthropogenic disturbance and diversity of species: polypores and polypore-associated beetles in forest, forest edge and clear-cut. *Scandinavian Journal of Forest Research* **20**: 49-58.

- Shorohova V.E., Shorohov A.A. 2001.** Coarse woody debris dynamics and stores in a boreal virgin spruce forest. *Ecological Bulletin* **49**: 129-135.
- Shure D.J., Phillips D.L. 1991.** Patch size of forest openings and arthropod populations. *Oecologia* **86**: 325 - 334.
- Siitonen J. 1994.** Decaying wood and saproxylic Coleoptera in two old spruce forests: a comparison based on two sampling methods. *Annales Zoologici Fennici* **31**: 89-95.
- Siitonen J. 2001.** Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an exemple. *Ecological Bulletin* **49**: 11-41.
- Siitonen J., Martikainen P. 1994.** Occurrence of Rare and Threatened insects Living on Decaying *Populus tremula*: A Comparison Between Finnish and Russian Karelia. *Scandinavian Journal of Forest Research* **9**: 185-191.
- Siitonen J., Martikainen P., Punttila P., Rauh J. 2000.** Coarse woody debris and stand characteristics in mature managed and old-growth boreal mesic forests in southern Finland. *Forest Ecology and Management* **128**: 211-225.
- Simandl J. 1993.** The spatial pattern, diversity and niche partitioning in xylophagous beetles (*Coleoptera*) associated with *Frangula alnus* Mill. *Acta Oecologica* **14**: 161-171.
- Simandl J., Kletecka Z. 1987.** Community of xylophagus beetles (*Coleoptera*) on *Sarothamnus scoparius* in Czechoslovakia. *Acta entomologica bohemoslovaca* **84**: 321-329.
- Similä M., Kouki J., Martikainen P. 2003.** Saproxylic beetles in managed and seminatural Scots pine forests: quality of dead wood matters. *Forest Ecology and Management* **174**: 365-381.
- Similä M., Kouki J., Martikainen P., Uotila A. 2002a.** Conservation of beetles in boreal pine forests: the effects of forest age and naturalness on species assemblages. *Biological Conservation* **106**: 19-27.
- Similä M., Kouki J., Mönkkönen M., Sippola A.-L. 2002b.** Beetles species richness along the forest productivity gradient in northern Finland. *Ecography* **25**: 42-52.
- Sippola A.-L., Siitonen J., Kallio R. 1995.** Faunistics of Coleoptera in subarctic pine forests in Finnish Lapland. *Entomologica Fennica* **6**: 201-210.
- Sippola A.-L., Siitonen J., Punttila P. 2002.** Beetle diversity in timberline forests: a comparison between old-growth and regeneration areas in Finnish Lapland. *Annales Zoologici Fennici* **39**: 69-86.
- Speight M.G. 1989.** *Les invertébrés saproxyliques et leur protection*. Conseil de l'Europe, Strasbourg, 77 p.
- Spies T.A., Franklin J.F., Thomas T.B. 1988.** Coarse woody debris in Douglas-fir forest of Western Oregon and Washington. *Ecology* **69**: 1689-1702.
- Sprecher-Uebersax E. 1989.** [The meaning of the dead wood quantities for the xylobionte beetle fauna in a beech forest]. PhD, Zoologisches Institut der Universität Basel, Basel, 164 p.
- Ståhl G., Ringvall A., Fridman J. 2001.** Assessment of coarse woody debris - a methodological overview. *Ecological Bulletin* **49**: 57-70.
- Stevens V. 1997.** *The ecological role of coarse woody debris: an overview of the ecological importance of CWD in B.C. forests*. B.C. Min. For., Victoria, 1-26 p.

- Stokland J.N. 2001.** The coarse woody debris profile: an archive of recent forest history and an important biodiversity indicator. *Ecological Bulletin* **49**: 71-83.
- Stone J.N., MacKinnon A., Parminter J.V., Lertzman K.P. 1998.** Coarse woody debris decomposition documented over 65 years on southern Vancouver Island. *Canadian Journal of Forest Research* **28**: 788-793.
- Sturtevant B.R., Bissonette J.A., Long J.N., Roberts D.W. 1997.** Coarse woody debris as a function of age, stand structure, and disturbance in boreal Newfoundland. *Ecological Applications* **7**: 702-712.
- Sverdrup-Thygeson A. 2001.** Can 'continuity indicator species' predict species richness or red-listed species of saproxylic beetles? *Biodiversity and Conservation* **10**: 815-832.
- Sverdrup-Thygeson A. 2002.** Key habitats in the norwegian production forest: A case study. *Scandinavian Journal of Forest Research* **17**: 166-178.
- Sverdrup-Thygeson A., Ims R.A. 2002.** The effect of forest clearcutting in Norway on the community of saproxylic beetles on aspen. *Biological Conservation* **106**: 347-357.
- Sverdrup-Thygeson A., Lindenmayer D.B. 2003.** Ecological continuity and assumed indicator fungi in boreal forest: the importance of the landscape matrix. *Forest Ecology and Management* **174**: 353-363.
- Swift M.J., Heal O.W., Anderson J.M. 1979.** *Decomposition in terrestrial ecosystems*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 372 p.
- Ter Braak C.J.F., Prentice I.C. 1988.** A theory of gradient analysis. *Advances in Ecological Research* **18**: 271-317.
- Tyrrell L.E., Crow T.R. 1994.** Dynamics of dead wood in old-growth hemlock-hardwood forests of northern Wisconsin and northern Michigan. *Canadian Journal of Forest Research* **24**: 1672-1683.
- Väisänen R., Biström O., Heliövaara K. 1993.** Sub-cortical Coleoptera in dead pines and spruces: is primeval species composition maintained in managed forests? *Biodiversity and Conservation* **2**: 95-113.
- Valladares L. 2000.** *Exploration et caractérisation de méthodes de piégeage adaptées aux coléoptères saproxyliques en forêts feuillues, mixtes ou résineuses*. Université P. Sabatier Toulouse & ESAP Purpan, 78 p.
- Vallauri D. 2003.** *Livre blanc sur la protection des forêts naturelles en France*. Lavoisier Tec & Doc, Paris, 261 p.
- Vallauri D., André J., Blondel J. 2003.** Le bois mort, une lacune des forêts gérées. *Revue Forestière Française* **55**: 99-112.
- Vallauri D., André J., Dodelin B., Eynard-Machet R., Rambaud D. 2005.** *Bois mort et à cavités, une clé pour les forêts vivantes*. Lavoisier, Paris, 405 + CD ROM p.
- Vallauri D., Poncet L. 2002.** *La protection des forêts en France. Indicateurs 2002*. W.W.F., 100 p. + Annexes.
- van Rensburg B.J., Chown S.L., van Jaarsveld A.S., McGeoch M.A. 2000.** Spatial variation and biogeography of sand forest avian assemblages in South Africa. *Journal of Biogeography* **27**: 1385-1401.
- Van Wagner C.E. 1982.** *Practical aspects of the line intersect method*. Petawawa National Forestry Institute & Canadian Forestry Service, Chalk River, Canada, 18 p.

- Vanderwel M.C., Malcolm J.R., Smith S.M. 2006.** An integrated model for snag and downed woody debris decay class transitions. *Forest Ecology and Management* **in press**:
- Vannier G. 1985.** Modes d'exploitation et de partage des ressources alimentaires dans le système saprophage par les microarthropodes du sol. *Bulletin d'Ecologie* **16**: 19-34.
- Vasiliauskas R., Vasiliauskas A., Stenlid J., Matelis A. 2004.** Dead trees and protected polypores in unmanaged north-temperate forest stands of Lithuania. *Forest Ecology and Management* **193**: 355-370.
- Venäläinen M., Harju A.M., Kainulainen P., Viitanen H., Nikulainen H. 2003.** Variation in the decay resistance and its relationship with other wood characteristics in old Scots pines. *Annales de Sciences Forestières* **60**: 409-417.
- Vienna P. 1980.** *Fauna d'italia, Coleoptera Histeridae*. Calderini, Bologna, 386 p.
- Villiers A. 1945.** Observations complémentaires sur la biocénose de la Bourdaine. *L'Entomologiste* **1**: 188-189.
- Villiers A. 1978.** *Faune des Coléoptères de France : Cerambycidae*. Lechevalier, Paris, 611 p.
- Vogt K.A., Publicover D.A., Vogt D.J. 1991.** A critique of the role of ectomycorrhizas in forest ecology. *Agriculture, Ecosystems and Environnement* **35**: 171-190.
- Waddell K.L. 2002.** Sampling coarse woody debris for multiple attributes in extensive resource inventories. *Ecological indicators* **1**: 139-153.
- Welti S. 1998.** [Dead wood dependent beetles (Coleoptera) and dead wood offer in the Sihlwald (Zurich)]. PhD, Zoologisches Museum der Universität Zürich, Zürich (online).
- Weslien J., Schroeder M. 1999.** Population levels of bark beetles and associated insects in managed and unmanaged spruce stands. *Forest Ecology and Management* **115**: 267-275.
- Whittaker R.H. 1972.** Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* **21**: 213-251.
- Wiackowski S. 1957.** [The entomofauna of pine stumps in relation to the age and size of stump]. *Ekologia Polska, seria A* **5**: 13-140.
- Wich S.A., Steenbeek R., Sterck E.H.M., Palombit R.A., Usman S. 1999.** Tree mortality and recruitment in an indonesian rain forest. *Tropical Biodiversity* **6**: 189-195.
- Woldendorp G., Keenan R.J., Barry S., Spencer R.D. 2004.** Analysis of sampling methods for coarse woody debris. *Forest Ecology and Management* **198**: 133-148.
- Wu J. 1994.** *Modeling dynamics of patchy landscapes: linking metapopulation theory, landscape ecology and conservation biology*. Chinese Academy of Sciences, Beijing, 21 p.
- Wu J., Loucks O.L. 1995.** From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *The Quarterly Review of Biology* **70**: 1-17.
- Yamashita S., Hijii N. 2003.** Effects of mushroom size on the structure of a mycophagous arthropod community: Comparison between infracommunities with different types of resource utilization. *Ecological Research* **18**: 131-143.
- Zar J.H. 1999.** *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, Inc., Upper Saddle River, 931 p.

Annexes

1. CARTES DES STATIONS INSTALLÉES À LA CHARMETTE

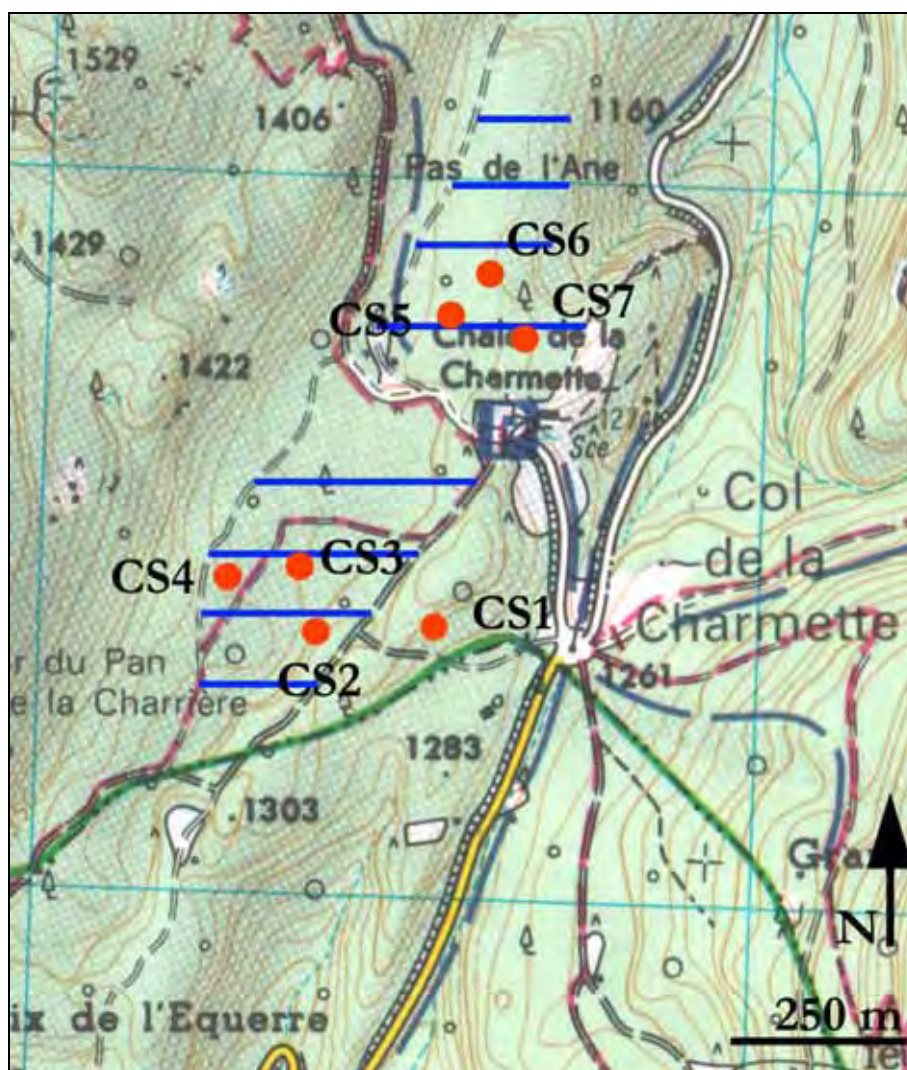


Figure 52. Stations en forêt de la Charmette : Transects pour l'inventaire du bois mort (lignes bleues) et pièges vitres (ronds oranges). Fond topographique IGN.

2. CARTES DES STATIONS INSTALLÉES AUX ÉCOUGES

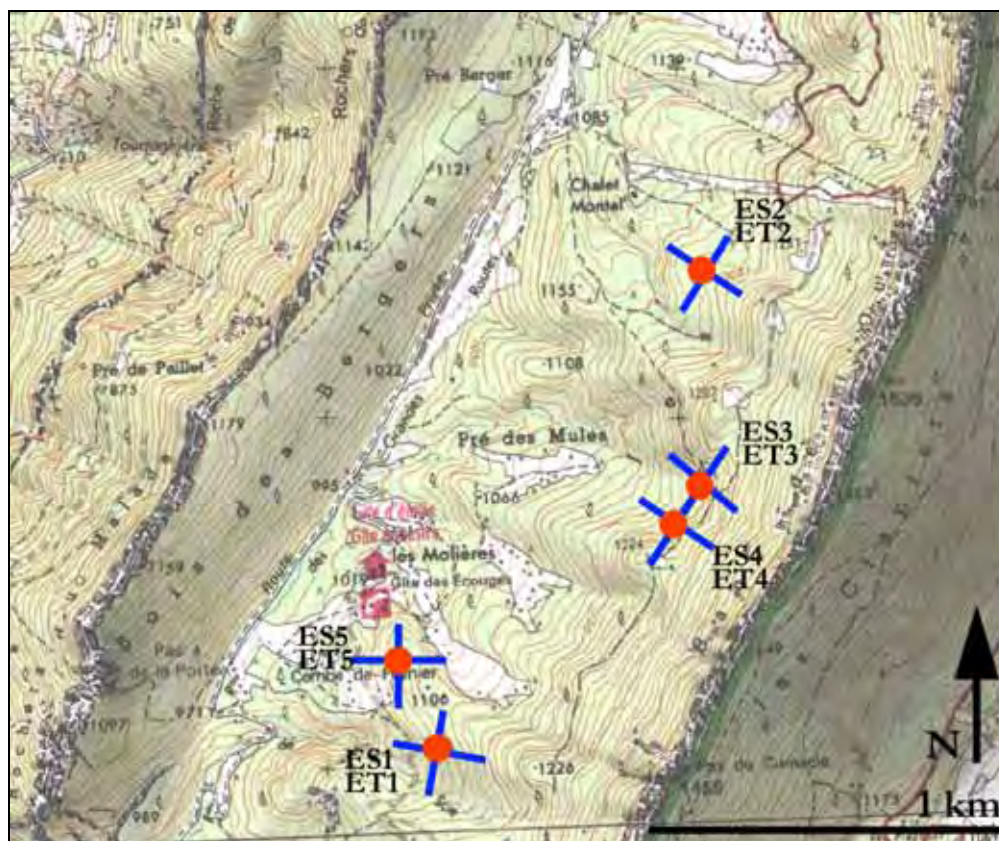


Figure 53. Stations en forêt des Écouges : Transects pour l'inventaire du bois mort (lignes bleues) et pièges vitres (ronds oranges). Fond topographique IGN.

3. CARTES DES STATIONS INSTALLÉES À RHONNE

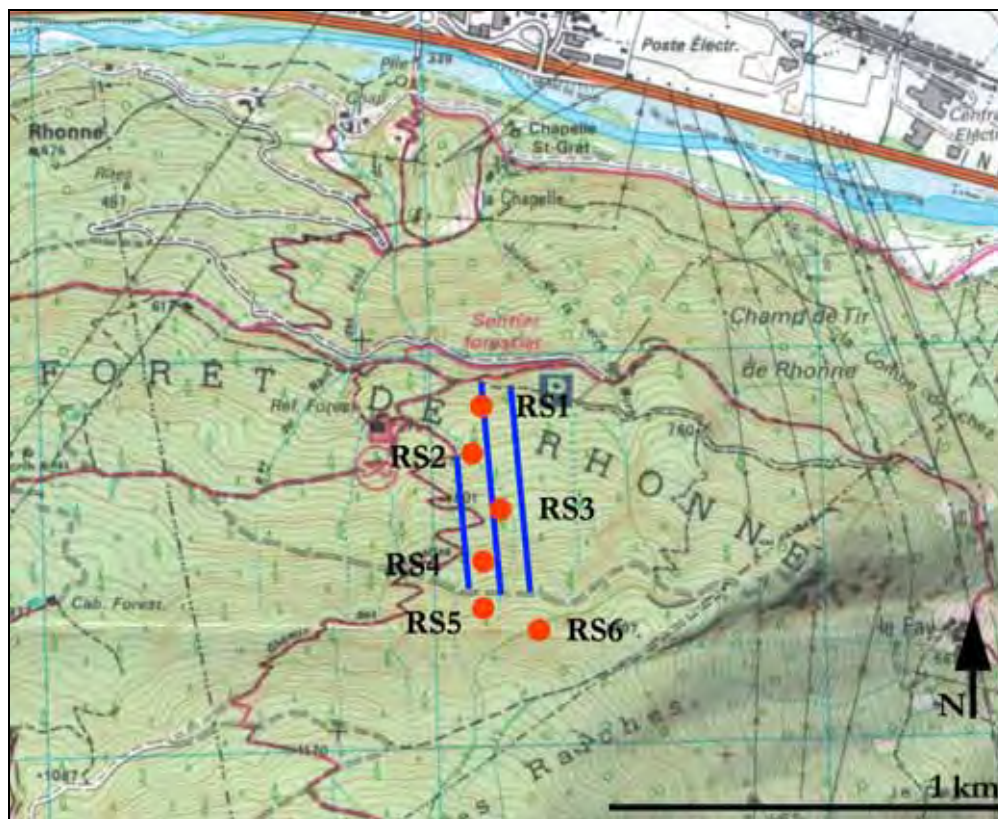


Figure 54. Station en forêt de Rhonne : Transects pour l'inventaire du bois mort (lignes bleues) et pièges vitres (ronds oranges). Fond topographique IGN.

4. CARTES DES STATIONS INSTALLÉES À MÉOLANS

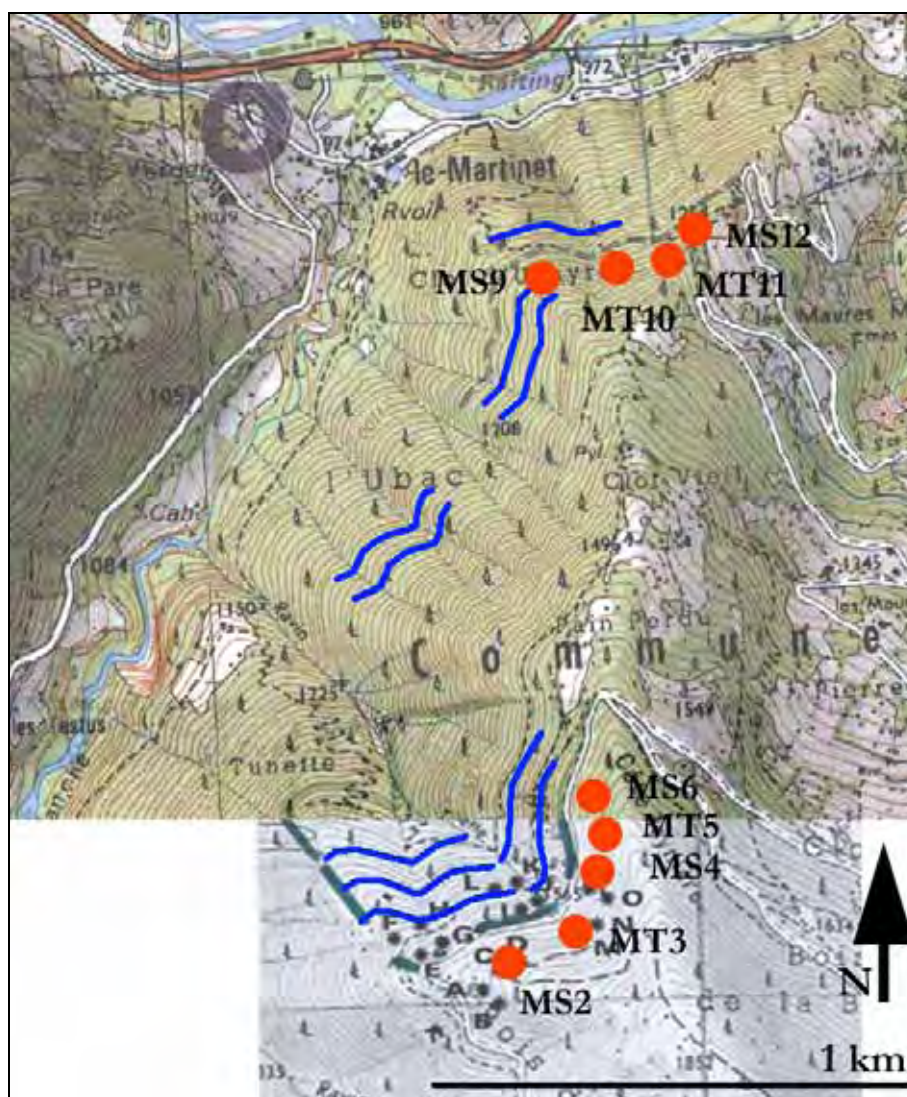


Figure 55. Stations en forêt de Méolans : Transects pour l'inventaire du bois mort (lignes bleues) et pièges vitres (ronds oranges). Fond topographique IGN.

5. VARIABLES ENVIRONNEMENTALES ET DE CONTEXTE

Tableau 29. Variables environnementales. Les données sont transformées par la méthode d'Hellinger (voir le chapitre matériel et méthodes) sauf RICHDIAM qui est le nombre de classes de diamètres représentées, VTOT le volume en m³/ha et NTOT le nombre de pièces/ha. Les variables de contexte apparaissent au bas du tableau.

Stations	C1	C2	E1	E2	E3	E4	E5	M1	M2	R1
CLASSE1	0,000	0,325	0,000	0,000	0,198	0,102	0,000	0,132	0,105	0,220
CLASSE2	0,538	0,520	0,357	0,500	0,767	0,456	0,277	0,463	0,414	0,446
CLASSE3	0,524	0,307	0,270	0,500	0,328	0,568	0,480	0,537	0,482	0,524
CLASSE4	0,661	0,728	0,894	0,707	0,514	0,677	0,832	0,693	0,765	0,692
ORI-ANTH	0,932	0,920	0,842	0,935	0,773	0,177	0,816	0,658	0,608	0,684
ORI-INDET	0,123	0,153	0,000	0,000	0,000	0,144	0,000	0,000	0,000	0,302
ORI-NATUR	0,342	0,360	0,539	0,354	0,634	0,974	0,577	0,753	0,794	0,664
POUR-BLANCH	0,570	0,632	0,701	0,479	0,396	0,729	0,641	0,486	0,306	0,733
POUR-INDET	0,538	0,343	0,000	0,204	0,000	0,102	0,000	0,148	0,297	0,073
POUR-MIXT	0,342	0,153	0,588	0,722	0,454	0,408	0,660	0,541	0,515	0,481
POUR-ROUG	0,390	0,307	0,330	0,354	0,099	0,306	0,320	0,541	0,631	0,274
POUR-SANS	0,342	0,604	0,234	0,289	0,792	0,445	0,226	0,396	0,393	0,388
ESS-FEUILL	0,267	0,524	0,467	0,408	0,846	0,924	0,555	0,000	0,105	0,649
ESS-RESIN	0,964	0,852	0,884	0,913	0,533	0,382	0,832	1,000	0,994	0,761
SOLELOIGNE	0,123	0,307	0,381	0,323	0,408	0,637	0,480	0,350	0,476	0,492
SOLCONTACT	0,992	0,952	0,924	0,946	0,913	0,771	0,877	0,937	0,879	0,871
D10-29	0,649	0,711	0,915	0,804	0,902	0,913	0,892	0,804	0,854	0,807
D30-49	0,533	0,376	0,330	0,408	0,328	0,339	0,277	0,529	0,493	0,503
D50-69	0,390	0,376	0,234	0,354	0,243	0,177	0,320	0,264	0,166	0,232
D70-89	0,285	0,343	0,000	0,144	0,099	0,144	0,160	0,000	0,000	0,194
D90-109	0,236	0,243	0,000	0,144	0,099	0,000	0,000	0,066	0,000	0,000
D110-129	0,071	0,108	0,000	0,144	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,073
D130-149	0,000	0,153	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
ECOR75-100	0,397	0,594	0,381	0,354	0,602	0,354	0,392	0,310	0,324	0,311
ECOR50-74	0,342	0,343	0,270	0,408	0,432	0,339	0,358	0,256	0,257	0,293
ECOR25-49	0,356	0,153	0,357	0,323	0,343	0,228	0,160	0,391	0,349	0,328
ECOR0-24	0,774	0,711	0,809	0,777	0,577	0,842	0,832	0,828	0,841	0,842
RICHDIAM	6	7	3	6	5	4	4	4	3	5
VTOT	52	116	36	46	131	228	21	166	110	72
NTOT	329	545	681	597	1406	1091	486	868	697	620

Stations	C1	C2	E1	E2	E3	E4	E5	M1	M2	R1
GEOGR	AlpExtCalc	AlpExtCalc	AlpExtCalc	AlpExtCalc	AlpExtCalc	AlpExtCalc	AlpExtCalc	AlpesIntern	AlpesIntern	AlpesExtAcid
TYPFOREST	Résineux	Résineux	Mixte	Mixte	Feuillus	Feuillus	Mixte	Résineux	Résineux	Mixte
FORFERME	Ouvert	Ouvert	Fermé	Fermé	Ouvert	Fermé	Fermé	Fermé	Fermé	Fermé
CONTINU	Discontinú	Continu	Discontinú	Discontinú	Discontinú	Continu	Discontinú	Continu	Continu	Continu

6. VARIABLES FAUNISTIQUES

Tableau 30. Indices biologiques et variables faunistiques synthétiques transformées par la méthode d'Hellinger sauf l'abondance ABOND et la richesse taxonomique RICHTAX (voir le chapitre matériel et méthodes). Les pièges attractifs sont signalés par la lettre T.

Piège	C1S	C2S	C3S	C4S	C5S	C6S	C7S	E1S	E1T	E2S	E2T
RARE-0	0,913	0,816	0,816	0,894	0,894	0,913	0,816	0,806	0,856	0,860	0,923
RARE-1	0,408	0,577	0,577	0,365	0,316	0,408	0,408	0,548	0,365	0,361	0,192
RARE-2	0,000	0,000	0,000	0,000	0,224	0,000	0,289	0,000	0,000	0,000	0,000
RARE-?	0,000	0,000	0,000	0,258	0,224	0,000	0,289	0,224	0,365	0,361	0,333
EXIGBIO-0	0,707	0,577	0,577	0,577	0,592	0,577	0,764	0,548	0,632	0,590	0,577
EXIGBIO-1	0,289	0,577	0,577	0,683	0,775	0,408	0,577	0,742	0,730	0,722	0,720
EXIGBIO-2	0,645	0,577	0,577	0,447	0,224	0,707	0,289	0,387	0,258	0,361	0,385
GT-DETRIT	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
GT-?	0,000	0,000	0,000	0,258	0,224	0,000	0,289	0,224	0,258	0,295	0,272
GT-MYCO	0,289	0,333	0,000	0,365	0,548	0,408	0,408	0,500	0,516	0,466	0,430
GT-SAPRO	0,000	0,471	0,577	0,447	0,316	0,000	0,577	0,387	0,365	0,361	0,333
GT-XYLO	0,707	0,471	0,577	0,516	0,500	0,577	0,500	0,500	0,447	0,590	0,544
GT-ZOOPH	0,645	0,667	0,577	0,577	0,548	0,707	0,408	0,548	0,577	0,466	0,577
EH-FEUILLE	0,500	0,333	0,577	0,516	0,632	0,408	0,577	0,632	0,730	0,511	0,471
EH-?	0,000	0,000	0,000	0,258	0,224	0,000	0,289	0,224	0,365	0,361	0,333
EH-MIXT	0,500	0,471	0,577	0,577	0,500	0,408	0,500	0,592	0,365	0,552	0,471
EH-RESIN	0,707	0,816	0,577	0,577	0,548	0,816	0,577	0,447	0,447	0,552	0,667
DOMINANCE	0,09	0,22	0,21	0,12	0,14	0,19	0,08	0,06	0,08	0,08	0,08
SHANNON	2,43	1,87	1,66	2,38	2,48	1,73	2,49	2,89	2,59	2,79	2,85
EQUITABILITY	0,98	0,85	0,93	0,88	0,83	0,97	1,00	0,96	0,96	0,89	0,86
RICHTAX	12	9	6	15	20	6	12	20	15	23	27
ABOND	18	17	12	47	46	8	12	27	24	57	86

Tableau 30 (suite).

Piège	E3S	E3T	E4S	E4T	E5S	E5T	M2S	M3T	M4S	M5T	M6S
RARE-0	0,855	0,901	0,762	0,832	0,816	0,837	0,871	0,869	0,880	0,870	0,761
RARE-1	0,383	0,354	0,508	0,439	0,516	0,387	0,415	0,404	0,440	0,461	0,607
RARE-2	0,156	0,000	0,254	0,196	0,000	0,000	0,186	0,202	0,000	0,000	0,000
RARE-?	0,312	0,250	0,311	0,277	0,258	0,387	0,186	0,202	0,180	0,174	0,229
EXIGBIO-0	0,563	0,750	0,539	0,555	0,447	0,500	0,743	0,728	0,842	0,798	0,725
EXIGBIO-1	0,716	0,559	0,783	0,679	0,816	0,806	0,525	0,515	0,311	0,492	0,688
EXIGBIO-2	0,413	0,354	0,311	0,480	0,365	0,316	0,415	0,452	0,440	0,348	0,000
GT-DETRIT	0,156	0,177	0,000	0,196	0,000	0,000	0,000	0,202	0,254	0,246	0,229
GT-?	0,221	0,177	0,254	0,196	0,258	0,224	0,000	0,143	0,000	0,000	0,000
GT-MYCO	0,518	0,468	0,440	0,480	0,516	0,592	0,322	0,350	0,359	0,302	0,324
GT-SAPRO	0,271	0,177	0,359	0,277	0,447	0,387	0,371	0,286	0,180	0,246	0,324
GT-XYLO	0,563	0,637	0,568	0,555	0,447	0,548	0,766	0,700	0,741	0,759	0,827
GT-ZOOPH	0,518	0,530	0,539	0,555	0,516	0,387	0,415	0,495	0,475	0,461	0,229
EH-FEUILLE	0,584	0,530	0,783	0,679	0,683	0,632	0,371	0,404	0,311	0,389	0,397
EH-?	0,312	0,250	0,311	0,277	0,258	0,387	0,186	0,202	0,180	0,174	0,229
EH-MIXT	0,518	0,433	0,440	0,480	0,516	0,548	0,415	0,378	0,402	0,348	0,229
EH-RESIN	0,541	0,685	0,311	0,480	0,447	0,387	0,809	0,808	0,842	0,835	0,858
DOMINANCE	0,10	0,08	0,34	0,27	0,24	0,11	0,07	0,30	0,05	0,13	0,07
SHANNON	2,98	3,00	2,02	2,17	2,00	2,59	2,98	1,81	3,20	2,74	2,83
EQUITABILITY	0,80	0,87	0,59	0,67	0,74	0,86	0,88	0,46	0,93	0,78	0,96
RICHTAX	41	32	31	26	15	20	29	49	31	33	19
ABOND	198	101	218	124	47	60	79	912	53	138	27

Tableau 30 (suite).

Piège	M9S	M10T	M11T	M12S	R1S	R2S	R3S	R4S	R5S	R6S
RARE-0	0,821	0,885	0,917	0,858	0,798	0,720	0,707	0,737	0,787	0,812
RARE-1	0,482	0,442	0,400	0,513	0,477	0,577	0,612	0,561	0,488	0,494
RARE-2	0,216	0,000	0,000	0,000	0,213	0,192	0,250	0,239	0,218	0,156
RARE-?	0,216	0,147	0,000	0,000	0,302	0,333	0,250	0,293	0,309	0,271
EXIGBIO-0	0,699	0,794	0,775	0,688	0,522	0,000	0,500	0,447	0,617	0,469
EXIGBIO-1	0,647	0,442	0,490	0,513	0,826	0,882	0,750	0,811	0,724	0,796
EXIGBIO-2	0,305	0,417	0,400	0,513	0,213	0,471	0,433	0,378	0,309	0,383
GT-DETRIT	0,152	0,147	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
GT-?	0,152	0,000	0,000	0,000	0,213	0,272	0,250	0,239	0,309	0,221
GT-MYCO	0,341	0,295	0,200	0,324	0,564	0,577	0,500	0,561	0,436	0,413
GT-SAPRO	0,341	0,209	0,283	0,324	0,603	0,471	0,433	0,507	0,535	0,494
GT-XYLO	0,747	0,752	0,825	0,649	0,426	0,000	0,433	0,414	0,535	0,518
GT-ZOOPH	0,403	0,532	0,447	0,607	0,302	0,609	0,559	0,447	0,378	0,518
EH-FEUILLE	0,506	0,361	0,447	0,562	0,707	0,667	0,612	0,561	0,655	0,605
EH-?	0,216	0,147	0,000	0,000	0,302	0,333	0,250	0,293	0,309	0,271
EH-MIXT	0,374	0,330	0,346	0,324	0,477	0,544	0,500	0,535	0,535	0,469
EH-RESIN	0,747	0,860	0,825	0,761	0,426	0,385	0,559	0,561	0,436	0,584
DOMINANCE	0,05	0,12	0,19	0,10	0,10	0,10	0,11	0,07	0,19	0,05
SHANNON	3,39	2,78	2,26	2,65	2,61	2,62	2,47	3,07	2,24	3,30
EQUITABILITY	0,90	0,73	0,70	0,90	0,85	0,80	0,89	0,86	0,73	0,89
RICHTAX	43	46	25	19	22	27	16	35	21	41
ABOND	103	384	92	36	77	165	38	104	63	110

7. LISTE DES TAXONS

Tableau 31. Liste taxonomique des coléoptères saproxyliques analysés dans ce travail avec pour chaque taxon son statut de rareté, d'exigence biologique ainsi que son groupe trophique et son essence hôte. La nomenclature suit en majorité celle de Gustafsson (2003). Les écologies des espèces sont principalement issues de la Nordic Database (Dahlberg & Stokland 2004) complétée par la bibliographie spécialisée. 0 : Espèces ubiquistes utilisant une large gamme de bois morts ; 1 : Espèces exigeantes en termes d'habitat ; 2 : Espèces euryèces, typiquement dépendantes d'une interface avec le bois mort ou de bois morts particuliers. Les scores de rareté ont été établis d'après les listes de Brustel (1998; 2002), complétées et corrigées le cas-échéant en tenant compte de la liste rouge allemande (Geiser 1998). 0 : Espèces communes ou largement distribuées ; 1 : Espèces peu communes, rarement abondantes, difficiles à observer ; 2 : Espèces rares, localisées, rarement observées, nécessitant un échantillonnage spécifique. La notation « ND » indique un statut non déterminé. Pour plus de détails, voir p. 49.

Famille	Genre	Espèce	Code	RAREALP	EXIGEBIO	Groupe Trophique	Essence hôte
Anobiidae	Anobium	costatum Aragona, 1830	A.Anob.cost	0	0	Xy	Fe
		nitidum Fabricius, 1792	A.Anob.niti	0	0	Xy	Fe
	Dorcatoma	substriata Hummel, 1829	A.Dorc.subs	1	2	Sa	Fe
	Dryophilus	pusillus (Gyllenhal, 1808)	A.Dryo.pusi	0	0	Xy	Ré
	Episemus	gentilis (Rosenhauer, 1847)	A.Epis.gent	0	0	Xy	Fe
		striatellus (Brisout de Barneville, 1863)	A.Epis.stri	0	0	Xy	Ré
	Ernobius	abietinus (Gyllenhal, 1808)	A.Erno.abie	1	0	Xy	Ré
		mollis (Linnaeus, 1758)	A.Erno.moll	0	0	Xy	Ré
	Grynobius	planus (Fabricius, 1787)	A.Gryn.plan	0	0	Xy	Fe
	Hadrobregmus	pertinax (Linnaeus, 1758)	A.Hadr.pert	0	0	Xy	Ré
	Hemicoelus	fulvicornis (Sturm, 1837)	A.Hemi.fulv	0	0	Xy	Fe
	Mircobregma	emarginatum (Duftschmid, 1825)	A.Micr.emar	0	0	Xy	Ré
	Ochina	latreillii (Bonelli, 1809)	A.Ochi.latr	0	0	Xy	Fe
	Ptilinus	pectinicornis (Linnaeus, 1758)	A.Ptil.pect	0	0	Xy	Fe
	Ptinomorphus	imperialis (Linnaeus, 1767)	A.Ptin.impe	0	0	Xy	Fe
	Ptinus	fur (Linnaeus, 1758)	A.Ptin.fur	0	0	Xy	Mi
		perrini (Reitter, 1884)	A.Ptin.perr	0	0	Xy	Ré
	Xestobium	declive (Dufour, 1843)	A.Xest.decl	0	0	Xy	Ré
Biphyllidae	Diplocoelus	fagi Guérin-Meneville, 1844	B.Dipl.fagi	0	0	My	Fe
Buprestidae	Anthaxia	nigrojubata Roubal, 1913	B.Anth.nigr	0	0	Xy	Ré
		quadripunctata (Linnaeus, 1758)	B.Anth.4pun	0	0	Xy	Ré
Carabidae	Dromius	agilis (Fabricius, 1787)	C.Drom.agil	0	0	Zo	Ré
		fenestratus (Fabricius, 1794)	C.Drom.fene	0	0	Zo	Ré
		quadrimaculatus (Linnaeus, 1758)	C.Drom.4mac	0	0	Zo	Fe
	Tachyta	nana (Gyllenhal, 1810)	C.Tach.nana	0	2	Zo	Ré
Cerambycidae	Acanthocinus	aedilis (Linnaeus, 1758)	C.Acan.aedi	0	0	Xy	Ré
	Alosterna	tabacicolor (De Geer, 1775)	C.Alos.taba	0	0	Xy	Fe
	Anastrangalia	dubia (Scopoli, 1763)	C.Anas.dubi	0	0	Xy	Ré
		sanguinolenta (Linnaeus, 1761)	C.Anas.sang	0	0	Xy	Ré
	Arhopalus	rusticus (Linnaeus, 1758)	C.Arho.rust	0	0	Xy	Ré
	Callidium	aeneum (De Geer, 1775)	C.Call.aene	1	0	Xy	Ré
	Cerambyx	alpinus (Linnaeus, 1758)	C.Cera.alpi	2	0	Xy	Fe
	Clytus	arietis (Linnaeus)	C.Clyt.arie	0	0	Xy	Fe

Tableau 31 (suite).

Famille	Genre	Espèce	Code	RAREALP	EXIGEBIO	Groupe Trophique	Essence hôte
Cerambycidae	Clytus	lama Mulsant, 1847	C.Clyt.lama	0	0	Xy	Ré
	Corymbia	rubra (Linnaeus, 1758)	C.Cory.rubr	0	0	Xy	Ré
	Gaurotes	virginea (Linnaeus, 1758)	C.Gaur.virg	0	0	Xy	Ré
	Glaphyra	minor (Linnaeus, 1758)	C.Glap.mino	0	0	Xy	Ré
	Grammoptera	ruficornis (Fabricius, 1781)	C.Gram.rufi	0	0	Xy	Fe
	Leptura	maculata (Poda, 1761)	C.Lept.macu	0	0	Xy	Fe
		melanura Linnaeus, 1758	C.Lept.mela	0	0	Xy	Mi
	Mesosa	nebulosa (Fabricius, 1781)	C.Meso.nebu	0	0	Xy	Fe
	Molorchus	minor (Linnaeus, 1767)	C.Molo.mino	0	0	Xy	Ré
	Oxymirus	cursor (Linnaeus, 1758)	C.Oxym.curs	0	1	Xy	Ré
	Pachytodes	cerambyciformis (Schränk, 1781)	C.Pach.cera	0	0	Xy	Mi
	Parmena	balteus (Linnaeus, 1767)	C.Parm.balt	1	1	Xy	Fe
	Pogonocherus	hispidus (Linnaeus, 1758)	C.Pogo.hisp	0	0	Xy	Fe
	Rhagium	bifasciatum Fabricius, 1775	C.Rhag.bifa	0	0	Xy	Ré
		inquisitor (Linnaeus, 1758)	C.Rhag.inqu	0	0	Xy	Ré
	Stictoleptura	hybrida (Rey, 1885)	C.Stic.hybr	0	0	Xy	Ré
	Tetropium	castaneum (Linnaeus, 1758)	C.Tetr.cast	0	0	Xy	Ré
		fuscum (Fabricius, 1787)	C.Tetr.fusc	0	0	Xy	Ré
Cerylonidae	Cerylon	ferrugineum Stephens, 1830	C.Cery.feru	0	1	Zo	Fe
		histeroides (Fabricius, 1792)	C.Cery.hist	0	1	Zo	Mi
Cetoniidae	Potosia	cuprea Fabricius, 1775	C.Poto.cupr	0	0	Sa	Mi
	Trichius	fasciatus (Linnaeus, 1758)	C.Tric.fasc	0	0	Sa	Fe
Cisiidae	Cis	boleti (Scopoli, 1763)	C.Cis.bole	0	1	My	Fe
		Cis-autres	C.Cis.autr	ND	1	My	ND
	Ennearthron	cornutum (Gyllenhal, 1827)	C.Enne.corn	0	1	My	Mi
Cleridae	Oplio	mollis (Linnaeus, 1758)	C.Opli.moll	1	2	Zo	Fe
	Thanasimus	formicarius (Linnaeus, 1758)	C.Than.form	0	0	Zo	Ré
	Tillus	elongatus (Linnaeus, 1758)	C.Till.elon	1	2	Zo	Fe
Coccinellidae	Calvia	quatuordecimguttata (Linnaeus, 1758)	C.Calv.14gu	0	1	My	Mi
Colydiidae	Bitoma	crenata (Fabricius, 1775)	C.Bito.cren	0	0	My	Mi
	Coxelus	pictus (Strum, 1807)	C.Coxe.pict	0	1	Sa	Mi
Corticariidae	Cartodere	Cartodere-autres	C.Cart.autr	ND	1	My	ND
		nodifer (Westwood, 1839)	C.Cart.nodi	0	1	My	Mi
	Corticariidae	Corticariidae-Autres	Cort.autres	ND	1	ND	ND
	Enicmus	Enicmus-autres	C.Enic.autr	ND	1	ND	ND
		gr. testaceus (Stephens, 1830)	C.Enic.test	0	1	My	Fe
Cucujidae	Pediacus	dermestoides (Fabricius, 1792)	C.Pedi.derm	0	1	Zo	Fe
Curculionidae	Acalles	aubei Boheman, 1837	C.Acalaube	0	1	Xy	Mi
	Dryophthorus	corticalis (Paykull, 1792)	C.Dryo.cort	0	0	Xy	Ré
	Hylobius	abietis (Linnaeus, 1758)	C.Hylo.abie	0	0	Xy	Ré
	Onyxacalles	pyrenaeus (Boheman, 1844)	C.Onyx.pyre	0	1	Xy	Ré
	Pissodes	piceae (Illiger, 1807)	C.Piss.pice	0	0	Xy	Ré
		pini (Linnaeus, 1758)	C.Piss.pini	0	0	Xy	Ré
	Rhyncholus	elongatus Gyllenhal, 1827	C.Rhyn.elon	0	1	Xy	Ré
Curculionidae (ex.Scolytidae)	Carphoborus	minimus (Fabricius, 1798)	S.Carp.mini	0	0	Xy	Mi
	Cryphalus	abietis (Ratzeburg, 1837)	S.Cryp.abie	0	0	Xy	Ré
		intermedius Ferrari, 1867	S.Cryp.inte	0	0	Xy	Ré
		piceae (Ratzeburg, 1837)	S.Cryp.pice	0	0	Xy	Ré
	Crypturgus	cinereus (Herbst, 1793)	S.Cryp.cine	0	0	Xy	Ré
		pusillus (Gyllenhal, 1813)	S.Cryp.pusi	0	0	Xy	Ré
	Dryocoetes	autographus (Ratzeburg, 1837)	S.Dryo.auto	0	0	Xy	Ré
		hectographus Reitter, 1913	S.Dryo.hect	0	0	Xy	Ré
	Ernoporicus	fagi (Fabricius, 1798)	S.Erno.fagi	0	0	Xy	Fe
	Hylastes	ater (Fabricius, 1792)	S.Hyla.ater	0	0	Xy	Ré
		attenuatus Erichson, 1836	S.Hyla.atte	0	0	Xy	Ré
		cunicularius Erichson, 1836	S.Hyla.cuni	0	0	Xy	Ré
		opacus Erichson, 1836	S.Hyla.opac	0	0	Xy	Ré

Tableau 31 (suite).

Famille	Genre	Espèce	Code	RAREALP	EXIGEBIO	Groupes Trophique	Essence hôte
Curculionidae (ex.Scolytidae)	Hylastinus	fankhauseri Reitter, 1894	S.Hyla.fank	1	0	Xy	Fe
	Hylesinus	crenatus (Fabricius, 1787)	S.Hyle.cren	0	0	Xy	Fe
		fraxini (Panzer, 1799)	S.Hyle.frax	0	0	Xy	Fe
		varius (Fabricius, 1775)	S.Hyle.vari	0	0	Xy	Fe
	Hylurgops	palliatu (Gyllenhal, 1813)	S.Hylu.pall	0	1	Xy	Ré
	Ips	cembrae (Heer, 1836)	S.Ips.cemb	1	2	Xy	Ré
		sexdentatus (Börner, 1776)	S.Ips.6den	1	2	Xy	Ré
		typographus (Linnaeus, 1758)	S.Ips.typo	0	2	Xy	Ré
	Orthotomicus	erosus (Wollaston, 1857)	S.Orth.eros	0	2	Xy	Ré
		laricis (Fabricius, 1792)	S.Orth.lari	0	2	Xy	Ré
		longicollis (Gyllenhal, 1827)	S.Orth.long	0	2	Xy	Ré
	Phloeophthorus	rododactylus (Marshall, 1802)	S.Phlo.rodo	0	2	Xy	Fe
	Phloeosinus	thuyae (Perris, 1855)	S.Phlo.thuy	0	2	Xy	Ré
	Pityogenes	chalcographus (Linnaeus, 1761)	S.Pity.chal	0	2	Xy	Ré
		trepanatus (Nördlinger, 1848)	S.Pity.trep	0	2	Xy	Ré
	Pityophthorus	buyssoni (Reitter, 1901)	S.Pity.buys	0	2	Xy	Ré
		pityographus (Ratzeburg, 1837)	S.Pity.pity	0	2	Xy	Ré
	Polygraphus	poligraphus (Linnaeus, 1758)	S.Poly.poli	0	2	Xy	Ré
	Scolytus	ratzeburgi Janson, 1856	S.Scol.ratz	0	2	Xy	Fe
	Taphrorychus	bicolor (Herbst, 1793)	S.Taph.bico	0	1	Xy	Fe
	Tomicus	minor (Hartig, 1834)	S.Tomi.mino	0	1	Xy	Ré
		piniperda (Linnaeus, 1758)	S.Tomi.pini	0	2	Xy	Ré
	Trypodendron	domesticum (Linnaeus, 1758)	S.Tryp.dome	1	1	Xy	Fe
		lineatum (Olivier, 1795)	S.Tryp.line	0	1	Xy	Ré
		signatum (Fabricius, 1787)	S.Tryp.sign	1	1	Xy	Fe
	Xyleborinus	saxsenii (Ratzeburg, 1837)	S.Xyle.saxe	0	1	Xy	Fe
	Xyleborus	germanus Blandford, 1894	S.Xyle.germ	0	1	Xy	Ré
Dermestidae	Anthrenus	museorum (Linnaeus, 1761)	D.Anth.muse	0	1	Dé	Fe
	Globicornis	corticalis (Eichhoff, 1863)	D.Glob.cort	0	1	Dé	Mi
	Megatoma	undata (Linnaeus, 1758)	D.Mega.unda	1	1	Dé	Mi
Elateridae	Ampedus	aethiops (Lacordaire, 1835)	E.Ampe.aeth	0	1	Zo	Ré
		auripes (Reitter, 1895)	E.Ampe.auri	1	0	Zo	Ré
		erythrogonus (Müller, 1821)	E.Ampe.eryt	0	0	Zo	Mi
		melanurus Mulsant & Guillebeau, 1855	E.Ampe.mela	1	0	Zo	Ré
		pomorum (Herbst, 1784)	E.Ampe.pomo	1	0	Zo	Mi
		praecustus (Fabricius, 1792)	E.Ampe.prae	1	1	Zo	Ré
		quercicola (Buysson, 1887)	E.Ampe.quer	0	2	Zo	Fe
	Denticollis	linearis (Linnaeus, 1758)	E.Dent.line	0	2	Zo	Fe
		rubens Piller & Mitterpacher, 1783	E.Dent.rube	1	2	Zo	Fe
	Harminius	undulatus (De Geer, 1774)	E.Harm.undu	2	2	Zo	Ré
	Hypoganus	inunctus (Lacordaire, 1835)	E.Hypo.inun	1	2	Zo	Fe
	Melanotus	castanipes (Paykull, 1800)	E.Mela.cast	1	2	Zo	Mi
	Stenagostus	rhombus (Olivier, 1790)	E.Sten.rhom	1	2	Zo	Fe
Endomychidae	Endomychus	coccineus (Linnaeus, 1758)	E.Endo.cocc	1	2	My	Fe
	Lycoperdina	bovistae (Fabricius, 1792)	E.Lyco.bovi	0	2	My	Mi
	Mycetina	cruciata (Schaller, 1783)	E.Myce.cruc	1	2	My	Fe
	Symbiotes	latus Redtenbacher, 1849	E.Symb.latu	1	2	My	Fe
Erotylidae	Triplax	rufipes (Fabricius, 1781)	E.Trip.rufi	0	2	My	Fe
		russica (Linnaeus, 1758)	E.Trip.russ	0	2	My	Fe
Eucnemidae	Epiphanius	cornutus Eschscholtz, 1829	E.Epip.corn	2	2	Sa	Ré
	Hylis	cariniceps (Reitter, 1902)	E.Hyli.cari	1	1	Sa	Ré
		foveicollis (Thomson, 1874)	E.Hyli.fove	1	1	Sa	Mi
		olexai (Palm, 1955)	E.Hyli.olex	0	2	Sa	Fe
		procerulus (Mannerheim, 1823)	E.Hyli.proc	1	1	Sa	Ré

Tableau 31 (suite).

Tableau 31 (suite).

				RAREALP	EXIGEBIO	Groupe Trophique	Essence hôte
Famille	Genre	Espèce	Code				
Eucnemidae	Melasis	buprestoides (Linnaeus, 1761)	E.Mela.bupr	0	1	Xy	Fe
	Microrhagus	lepidus Rosenhauer, 1847	E.Micr.lepi	1	1	Sa	Fe
		pygmaeus (Fabricius, 1792)	E.Micr.pygm	1	1	Sa	Fe
	Xylophilus	corticalis (Paykull, 1800)	E.Xylo.cort	1	1	Sa	Mi
Histeridae	Abraeus	granulum Erichson, 1839	H.Abra.gran	1	2	Zo	Fe
	Paromalus	parallelepipedus (Herbst, 1792)	H.Paro.para	0	0	Zo	Mi
	Plegaderus	caesus (Herbst, 1792)	H.Pleg.caes	1	2	Zo	Fe
		sanatus gobanzi Müller, 1902	H.Pleg.sana	0	0	Zo	Ré
Lucanidae	Sinodendron	cylindricum (Linnaeus, 1758)	L.Sino.cyli	1	1	Xy	Fe
Lycidae	Dictyoptera	aurora (Herbst, 1784)	L.Dict.auro	1	1	Zo	Ré
	Pyropterus	nigroruber (De Geer, 1774)	L.Pyro.nigr	2	1	Zo	Ré
Lymexylidae	Hylecoetus	dermestoides (Linnaeus, 1761)	L.Hyle.derm	0	1	My	Fe
Melandryidae	Anisoxya	fuscata (Illiger, 1798)	M.Anis.fusc	0	1	Sa	Fe
	Conopalpus	testaceus (Olivier, 1790)	M.Cono.test	2	1	Sa	Fe
	Hallomenus	binotatus (Quensel, 1790)	M.Hall.bino	0	1	My	Mi
	Marolia	leseigneuri (Nicolas, 1977)	M.Maro.lese	1	1	My	Ré
	Orchesia	micans (Panzer, 1794)	M.Orch.mica	0	1	My	Fe
		minor Walkenaer, 1837	M.Orch.mino	1	1	My	Mi
	Phloeotrya	rufipes (Gyllenhal, 1810)	M.Phlo.rufi	0	1	My	Fe
	Serropalpus	barbatus (Schaller, 1783)	M.Serr.barb	0	0	Sa	Ré
	Xylita	laevigata (Hellenius, 1786)	M.Xyli.laev	2	1	Sa	Ré
		livida (Sahlberg, 1833)	M.Xyli.livi	1	1	Sa	Ré
Monotomidae	Rhizophagus	cribratus Gyllenhal, 1827	M.Rhiz.crib	2	1	Zo	Fe
		depressus (Fabricius, 1792)	M.Rhiz.depr	0	2	Zo	Ré
		dispar (Paykull, 1800)	M.Rhiz.disp	0	1	My	Mi
		ferrugineus (Paykull, 1800)	M.Rhiz.ferr	0	2	Zo	Ré
		nitidulus (Fabricius, 1798)	M.Rhiz.nitid	0	2	Zo	Mi
		perforatus Erichson, 1845	M.Rhiz.perf	0	2	Zo	Fe
Mycetophagidae	Mycetophagus	atomarius (Fabricius, 1787)	M.Myce.atom	0	1	My	Fe
Nitidulidae	Cychramus	variegatus (Herbst, 1792)	N.Cych.vari	2	1	My	Fe
	Cyllodes	ater (Herbst, 1792)	N.Cylo.ater	2	1	My	Fe
	Glischrochilus	quadripunctatus (Linnaeus, 1758)	N.Glis.4pun	0	0	Zo	Ré
	Pityophagus	ferrugineus (Linnaeus, 1761)	N.Pity.ferr	0	0	My	Ré
		laevior Abeille, 1872	N.Pity.laev	0	0	Zo	Ré
Pocadius	adustus Reitter, 1888	N.Poca.adus	0	1	My	Fe	
Oedemeridae	Nacerdes	carniolica (Gistel, 1834)	O.Nace.carn	0	1	Sa	Ré
Phloeostichidae	Phloeostichus	denticollis Redtenbacher, 1842	P.Phlo.dent	2	2	Sa	Fe
Pyrochroidae	Schizotus	pectinicornis (Linnaeus, 1758)	P.Schi.pect	0	1	Sa	Fe
Pythidae	Pytho	depressus (Linnaeus, 1767)	P.Pyth.depr	1	1	Sa	Ré
Salpingidae	Salpingus	aeneus (Olivier, 1807)	S.Salp.aene	1	1	Zo	Fe
		planirostris (Fabricius, 1787)	S.Salp.plan	0	1	Zo	Fe
		ruficollis (Linnaeus, 1761)	S.Salp.rufi	0	1	Zo	Fe
Silvanidae	Silvanus	unidentatus (Olivier, 1790)	S.Silv.unid	0	1	Zo	Fe
Sphindidae	Arpidiphorus	lareyniei Jacquelin du Val, 1859	S.Arpi.lare	1	2	Zo	Mi
		orbiculatus (Gyllenhal, 1808)	S.Arpi.orbi	0	2	Zo	Ré
	Sphindus	dubius (Gyllenhal, 1808)	S.Sphi.dubi	0	2	Zo	Mi
Tenebrionidae	Corticeus	unicolor Piller & Mitterpacher, 1783	T.Cort.unic	0	1	My	Fe
	Mycetochara	thoracica Gredler, 1854	T.Myce.thor	0	1	Sa	Ré
	Pseudocistela	ceramoides (Linnaeus, 1758)	T.Pseu.cera	1	1	Sa	Fe
	Uloma	culinaris (Linnaeus, 1758)	T.Ulom.culi	1	1	Sa	Mi
Tetratomidae	Tetratoma	ancora Fabricius, 1790	T.Tetr.anco	0	1	My	Mi
Trogossitidae	Nemozoma	elongatum (Linnaeus, 1761)	T.Nemo.elon	1	1	Zo	Ré
	Ostoma	ferruginea (Linnaeus, 1758)	T.Osto.ferr	1	2	My	Ré
	Thymalus	limbatus (Fabricius, 1787)	T.Thym.limb	1	1	My	Mi

Table des figures et tableaux

1. FIGURES

Figure 1. Conception schématique de l'écosystème forestier en termes de flux entre les compartiments autotrophes et hétérotrophes et les organismes intermédiaires.....	11
Figure 2. Alimentation de son stock de bois mort par une forêt tempérée selon les phases du cycle sylvigénétique et le diamètre (D_{130}) des arbres vivants.....	12
Figure 3. Principales étapes du continuum de la saproxylation	13
Figure 4. Le continuum de la saproxylation.....	14
Figure 5. Simulation de la quantité de bois mort en forêt selon les classes de diamètres	17
Figure 6. Organisation générale des organismes saproxyliques autour du bois mort	18
Figure 7. Organisation générale des coléoptères saproxyliques dans le bois mort.....	19
Figure 8. Exemple de habitats liés à une cavité de feuillu	21
Figure 9. Distribution des richesses spécifiques parmi les groupes taxonomiques répertoriés dans la Nordic Database	22
Figure 10. Localisation des sites d'étude dans le nord des Alpes françaises.....	35
Figure 11. Schéma d'un transect pour l'inventaire des bois morts avec le statut des pièces et les mesures réalisées.	39
Figure 12. Distribution en fonction du diamètre maximal, des nombre de pièces de bois mort inventoriées dans les quatre sites d'étude.....	44
Figure 13. Distribution en fonction du diamètre maximal, des volumes des pièces de bois mort inventoriées dans les quatre sites d'étude.....	45
Figure 14. Profils théoriques de bois mort représentant certaines situations fréquentes.	48
Figure 15. Schéma d'un piège à interception multidirectionnelle (piège VIM).....	50
Figure 16. Schéma analytique suivi dans ce travail.	59
Figure 17. Indices biologiques et variables quantitatives des pièges de la Charmette et des Écouges.....	64
Figure 18. Plan factoriel des axes 1 et 2 de l'analyse des correspondances (CA) réalisée entre les échantillons obtenus dans les pièges de la Charmette et des Écouges	65

Figure 19. Plan factoriel des axes 2 et 3 de l'analyse des correspondances (CA) réalisée entre les échantillons obtenus dans les pièges de la Charmette et des Écouges.....	65
Figure 20. CA des coléoptères saproxyliques à l'échelle inter-forêts. Plan des axes 1 et 2	71
Figure 21. CA des coléoptères saproxyliques à l'échelle inter-forêts. Plan des axes 2 et 3	71
Figure 22. CA des coléoptères saproxyliques en forêt de la Charmette.....	73
Figure 24. CA des coléoptères saproxyliques en forêt des Écouges.....	76
Figure 26. CA des coléoptères saproxyliques en forêt de Méolans.....	79
Figure 28. CA des coléoptères saproxyliques en forêt de Rhonne.....	82
Figure 30. Abondance, richesse taxonomique et indices biologiques des communautés distribuées entre les pièges avec ou sans attractif	88
Figure 31. Statut de rareté et exigences biologiques des taxons distribués entre les pièges avec ou sans attractif	88
Figure 32. Profils de bois mort des stations.....	89
Figure 33. Profils de bois mort des stations.....	89
Figure 34. Abondance, richesse taxonomique et indices biologiques des communautés distribuées selon les régions.	90
Figure 35. Statut de rareté et exigences biologiques des taxons distribués selon les régions.....	91
Figure 36. Abondance, richesse taxonomique et indices biologiques des communautés distribuées selon le type forestier.....	91
Figure 37. Statut de rareté et exigences biologiques des taxons distribués selon le type forestier.....	92
Figure 38. Abondance, richesse taxonomique et indices biologiques des communautés distribuées entre les sites ouverts ou fermés.....	92
Figure 39. Statut de rareté et exigences biologiques des taxons distribués entre les sites ouverts ou fermés.....	93
Figure 40. Abondance, richesse taxonomique et indices biologiques des communautés distribuées selon la continuité temporelle du bois mort.....	94
Figure 41. Statut de rareté et exigences biologiques des taxons distribués selon la continuité temporelle du bois mort.....	94
Figures 42 et 43. Ordination en composantes principales (PCA) des variables décrivant les stocks de bois mort des 10 stations (gradient de position-dimension).....	96
Figure 44 et 45. Ordination en composantes principales (PCA) des variables décrivant les stocks de bois mort des 10 stations (gradients de désorganisation et essences).	97
Figure 46. Biplot des taxons et des variables environnementales dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse canonique des correspondances (CCA).....	100

Figure 47. Biplot des taxons et des variables environnementales dans le plan des axes 2 et 3 de l'analyse canonique des correspondances (CCA).....	101
Figure 48. Biplot des taxons et des variables environnementales dans le plan des axes 1 et 2 de l'analyse canonique des correspondances (CCA).....	102
Figure 49. Biplot des taxons et des variables environnementales dans le plan des axes 2 et 3 de l'analyse canonique des correspondances (CCA).....	103
Figure 50. Triplot des taxons, des variables environnementales et des pièges dans les plans délimités par le 1 ^{er} et le 2 nd axes de l'analyse de redondance (RDA)	105
Figure 51. Triplot des taxons, des variables environnementales et des pièges dans les plans délimités par les 2 nd et 3 ^{ème} axes de l'analyse de redondance (RDA)	106
Figure 52. Stations en forêt de la Charmette.	143
Figure 53. Stations en forêt des Écouges.	144
Figure 54. Station en forêt de Rhonne.....	145
Figure 55. Stations en forêt de Méolans.....	146

2. TABLEAUX

Tableau 1. Combinaisons possibles de facteurs conduisant aux deux extrêmes de la dynamique de la désorganisation.	15
Tableau 2. Termes se rapportant au régime trophique des larves de coléoptères saproxyliques, 20	
Tableau 3. Groupes écologiques de coléoptères saproxyliques, définis pour des habitats liés au bois	21
Tableau 4. Diversité des animaux saproxyliques en Europe	23
Tableau 5. Caractères généraux des sites d'études.	35
Tableau 6. Caractères généraux des stations et description des travaux effectués.	36
Tableau 7. Principaux types de placettes d'inventaire du bois mort.	37
Tableau 8. Principales typologies du bois mort utilisées pour caractériser des biotopes d'organismes saproxyliques.	40
Tableau 9. Variables écologiques du bois mort corrélées à la richesse spécifique des coléoptères saproxyliques.....	42
Tableau 10. Calendrier des piégeages.....	52
Tableau 11. Variables contextuelles.	57
Tableau 12. Variables environnementales.	57

Tableau 13. Variables faunistiques.	58
Tableau 14. Répartition des forêts étudiées selon l'année et le secteur géographique.	63
Tableau 15. Données faunistiques présentées à l'échelle de chaque forêt.	69
Tableau 16. Groupes d'espèces identifiés à l'échelle inter-forestière par la méthode Kendall W	69
Tableau 17. ANOSIM entre les échantillons de coléoptères saproxyliques	72
Tableau 18. Groupes de taxons obtenus par classification non-hiérarchique (K -means) en forêt de la Charmette.....	75
Tableau 19. Groupe d'espèces identifié en forêt des Écouges par la méthode Kendall W	76
Tableau 20. Groupes de taxons obtenus par classification non-hiérarchique (K -means) en forêt des Écouges.....	78
Tableau 21. Groupes d'espèces identifiés en forêt de Méolans par la méthode Kendall W	79
Tableau 22. Groupes de taxons obtenus par classification non-hiérarchique (K -means) en forêt de Méolans.	81
Tableau 23. Groupe d'espèces identifié en forêt de Rhonne par la méthode Kendall W	82
Tableau 24. Groupes de taxons obtenus par classification non-hiérarchique (K -means) en forêt de Rhonne.	84
Tableau 25. Corrélations de Pearson entre variables environnementales à l'échelles des stocks de bois mort (stations).....	98
Tableau 26. Influences des variables environnementales sur les caractères des coléoptères saproxyliques.....	99
Tableau 27. Principaux facteurs liés au bois mort ayant un effet sur la richesse taxonomique des coléoptères saproxyliques..	109
Tableau 28. Principaux facteurs liés au bois mort ayant un effet sur la composition faunistique des communautés de coléoptères saproxyliques.	110
Tableau 29. Valeurs des variables environnementales	147
Tableau 30. Valeurs des indices biologiques et des variables faunistiques synthétiques.....	148
Tableau 31. Liste taxonomique des coléoptères saproxyliques analysés dans ce travail.....	150

Résumé

Titre. Écologie et biocénoses des coléoptères saproxyliques dans quatre forêts du nord des Alpes françaises.

Résumé. Les coléoptères saproxyliques ont en particulier d'être fortement liés au bois mort et à la phase hétérotrophe du cycle forestier. Cette position les place en concurrence directe avec l'Homme et sa gestion forestière. La conservation de ces animaux et de leurs fonctions écologiques passe par une connaissance accrue de leurs biologies et des relations qu'ils entretiennent avec le bois mort et la forêt.

Dans ce travail nous avons analysé les relations autécologiques et synécologiques s'établissant entre les coléoptères saproxyliques et les types de bois mort au sein de 3 types forestiers des Alpes françaises (10 stations). Les bois morts ont été étudiés par une méthode dérivée du protocole européen COST E4 tandis que les coléoptères saproxyliques ont été échantillonnés par pièges vitres.

L'existence de communautés de coléoptères saproxyliques au niveau de chaque forêt est confirmée par ANOSIM et analyse des correspondances (CA). Elle est documentée par dendrogrammes, CCA et RDA. Trois facteurs environnementaux majeurs conditionnant ces assemblages taxonomiques ont été dégagés par PCA et régressions linéaire multiples. Il s'agit dans l'ordre d'importance : d'une dichotomie entre essences feuillue et résineuse, d'un gradient de dimension-position (combinant taille, origine de la mort et position vis-à-vis du sol) et enfin d'un gradient de désorganisation du bois (regroupant surface d'écorce, classe de décomposition et type de pourriture).

La continuité historique du bois mort, estimée par le profil de bois mort, a un impact significatif sur la diversité des taxons les plus rares, ce qui conforte de précédentes observations et pose à nouveau la question de l'impact à long terme de l'exploitation forestière sur la biodiversité.

Mots clés. Coléoptère saproxylique, hétérotrophie, cycle forestier, bois mort, synécologie, autécologie, analyse multifactorielle, conservation, habitat clé, communauté faunistique, rareté.

Abstract

Title. Ecology and biocenosis of saproxylic beetles in four forests of the north of the French Alps.

Summary. Saproxylic beetles are strongly related on the dead wood and the heterotrophic phase of the forest cycle. This situation places them in direct competition with the human forest management. The conservation of these animals and their ecological functions needs an increased knowledge on their biologies and the relations which they maintain with the dead wood and the forest.

In this work we have analyzed the autecologic and synecological relations established between the saproxylic beetles and the types of dead wood within 3 forest types of the French Alps (10 stations). Dead wood was studied by a method derived from the European protocol COST E4 while the saproxylic beetles were sampled by window traps.

The existence of communities of saproxylic beetles at the forest level is confirmed by ANOSIM and correspondences analyze (CA). Communities compositions are documented by clusters, CCA and RDA. PCA and multiple linear regressions permit to identify 3 major environmental factors which determine these faunistical groups. They are, in order of importance: a dichotomy between leafy and resinous dead wood, a gradient of dimension-position (combining size, origin of death and position on the soil), and finally, a gradient of wood disorganization (gathering bark surface, decomposition classes and type of rot).

The historical continuity of the dead wood, estimated with a dead wood profile, has a significant impact on the diversity of the rarest taxa, which confirm preceding observations and, again, raises the question of the long-term impact of the forestry activities on the biodiversity.

Key words. Saproxylic beetles, heterotrophy, forest cycle, dead wood, synecology, autoecology, multifactorial analysis, conservation, key habitat, faunistic community, rarity.